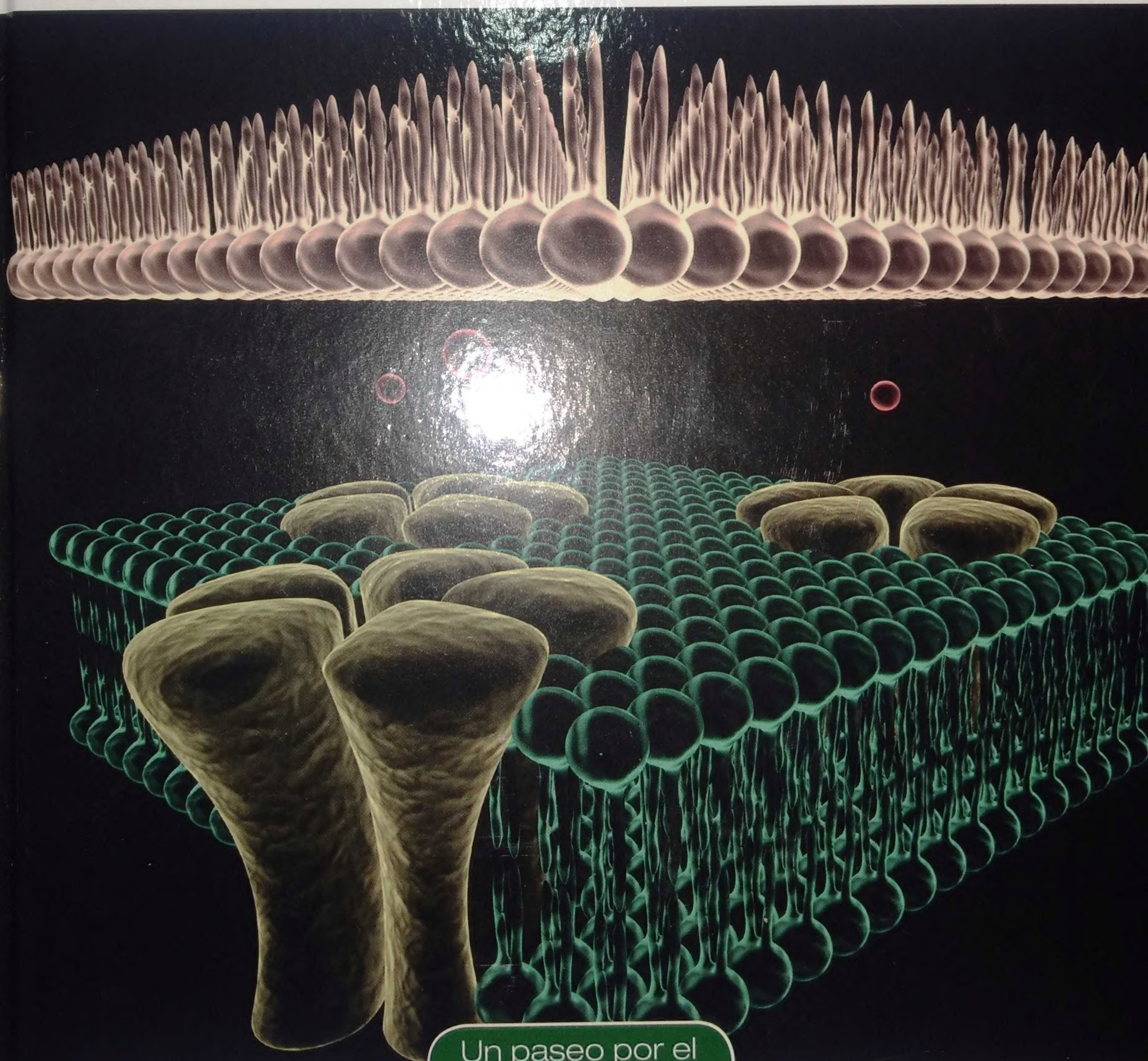


# La biofísica

La ciencia interdisciplinar  
de la vida



Un paseo por el  
**COSMOS**

EXLIBRIS Scan Digit



The Doctor y La Comunidad

Redigitalización: The Doctor

<http://thedoctorwho1967.blogspot.com.ar/>

<http://el1900.blogspot.com.ar/>

<http://librosrevistasinteresesanexo.blogspot.com.ar/>

<https://labibliotecadeldrmourea.blogspot.com/>

# La biofísica

La ciencia interdisciplinar  
de la vida

RBA

*Imagen de cubierta: Recreación de una membrana celular con proteínas de canal para el transporte de iones entre los medios interno y externo de la célula.*

*A mi otro hemisferio, por ser la alegría de la huerta.  
A mis padres y a mi hermana, por estar ahí siempre.*

Dirección científica de la colección: Manuel Lozano Leyva

© Miguel Antonio Cortés Giraldo por el texto  
© 2017, RBA Coleccionables, S.A.

Realización: EDITEC

Diseño cubierta: Llorenç Martí

Diseño interior: tactilestudio

Infografías: Joan Pejoan

Fotografías: Age Fotostock: portada, 33; Archivo RBA: 50ai, 50ad, 50bi, 147a; Robert Friedland/Age Fotostock: 147b; Getty Images: 21; Steve Jurvetson: 17; Claus Lunau/Age Fotostock: 121a; Ken Macdonald/Wikimedia Commons: 121b; Matilda/Wikimedia Commons: 50bd; Dominic Sherony/Wikimedia Commons: 64d; Trebol-a/Wikimedia Commons: 64i.

Reservados todos los derechos. Ninguna parte de esta publicación puede ser reproducida, almacenada o transmitida por ningún medio sin permiso del editor.

ISBN: 978-84-473-8568-3

Depósito legal: B-12517-2017

Impreso y encuadernado en Rodesa, Villatuerta (Navarra)

Impreso en España - Printed in Spain

## SUMARIO

<b>INTRODUCCIÓN</b>	7	
<b>CAPÍTULO 1</b>	<b>Locomoción y biomecánica</b>	13
<b>CAPÍTULO 2</b>	<b>La importancia del tamaño</b>	43
<b>CAPÍTULO 3</b>	<b>Los inicios de la biofísica celular</b>	67
<b>CAPÍTULO 4</b>	<b>A través de las ondas</b>	93
<b>CAPÍTULO 5</b>	<b>La radiación invisible</b>	125
<b>LECTURAS RECOMENDADAS</b>		153
<b>ÍNDICE</b>		155

## INTRODUCCIÓN

---

La biofísica es una ciencia interdisciplinar y moderna cuyas bases comenzaron a establecerse de manera generalizada durante el siglo xx, cuando las estrategias y métodos característicos de la física empezaron a emplearse para estudiar sistemas biológicos. El primer uso del término del que se tiene constancia data de 1892, un tiempo en el que se inició la búsqueda de vías para llenar el hueco existente entre la física y la biología tradicionales. ¿El objetivo? Encontrar respuestas a preguntas que, necesariamente, deben resolverse tomando las ventajas de ambas ciencias.

Históricamente, las diferencias entre una y otra han sido muy notables, ya que en varios aspectos metodológicos son, incluso, contrapuestas entre sí. La física estudia sistemas cuyo comportamiento se puede describir de manera cuantitativa en base a un conjunto limitado de parámetros, para poder así predecir qué va a ocurrir, dadas unas determinadas condiciones dinámicas iniciales. Para cumplir sus objetivos, usa siempre el lenguaje matemático, a veces al máximo nivel. La biología, en cambio, se centra en estudiar los seres vivos, cuya extrema complejidad no permite prever lo que ocurrirá en el futuro mediante unos parámetros matemáticos que caractericen el sistema. En consecuen-

cia, la biología tradicional es más descriptiva y no recurre tanto al lenguaje matemático como lo hace la física. Probablemente, esa elevada complejidad de los seres vivos, tanto en lo relativo a sus organismos como a su relación entre sí, fue el origen de la evidente separación metodológica entre la física y la biología.

Esta diferenciación entre las ciencias naturales era tan patente que en el siglo XIX aún no estaba nada claro hasta qué punto las leyes físicas, que funcionaban muy bien respecto a entes sin vida, eran aplicables a los seres vivos. Por entonces estaba meridianamente claro que estas leyes se podían aplicar a un organismo planteado como un todo. No era necesario, por poner un ejemplo, ser muy avisado para darse cuenta de que si alguien saltaba desde una ventana, iba a correr la misma suerte que una piedra: caería irremediabilmente hacia abajo con la aceleración causada por la fuerza de la gravedad, contrarrestada, muy ligeramente, por la fricción del aire. Es cierto que en este caso no podemos incluir a las aves ni a los insectos voladores. Por entonces se intuía que el vuelo de estos animales debía tener alguna explicación mecánica, tal y como se esforzó una y otra vez el polifacético artista, científico e inventor italiano del Renacimiento Leonardo da Vinci a lo largo de su vida. Prueba de ello son su famoso código sobre el vuelo de los pájaros, realizado en 1505, o los innumerables ingenios que diseñó imitando el cuerpo y el batir de alas de las aves con el fin de volar. Pero el ser humano necesitó varios siglos todavía para poder diseñar un aparato capaz de volar de manera autónoma.

Las dudas que había en el siglo XIX respecto a la aplicabilidad de las leyes formuladas por las ciencias físicas en sistemas biológicos destacaban concretamente a nivel molecular y celular. En aquella época los científicos estaban, en general, de acuerdo con la idea de que las moléculas orgánicas solo podían ser sintetizadas por un organismo que se considerase «vivo», es decir, con capacidad de nacer, crecer, alimentarse, relacionarse con su entorno, reproducirse y morir. Dado que la materia inerte estaba constituida por moléculas «inorgánicas» con propiedades muy diferentes a las de la materia viva, se llegó a la conclusión de que debía existir una especie de «fuerza vital» dentro de cada

ser vivo catalizadora de la síntesis de moléculas orgánicas. Pero esa teoría «vitalista» comenzó a rebatirse a finales de la década de 1820, cuando un químico alemán, Friedrich Wöhler, consiguió sintetizar urea en un laboratorio usando reactivos inorgánicos mediante el proceso que hoy se conoce como *síntesis de Wöhler*, demostrando que la intervención de un ser vivo no es condición necesaria para crear una molécula orgánica.

En la actualidad está ampliamente aceptado que las leyes de la física gobiernan el funcionamiento de los seres vivos en todos los niveles de organización y, hasta ahora, no se han encontrado pruebas que refuten la validez de esas leyes en sistemas biológicos. Lo que ocurre es que la materia viva es extremadamente compleja. Por ejemplo, dentro de una sola célula de tamaño medio puede haber del orden de cien billones de átomos (un uno seguido de 14 ceros), una cifra equivalente al número de estrellas que hay en... ¡mil galaxias! Además, esos átomos se combinan generando una extensa variedad de moléculas. Como tal complejidad jerárquica es inabordable con las herramientas tradicionales de la física, fue necesario un nuevo marco de trabajo dotado de estrategias para unir las virtudes de ambas ciencias. Con este objetivo nació la biofísica.

Pero ¿en qué consiste exactamente? Aunque, en base a lo dicho, uno podría pensar que se trata de una rama de la física especializada en aplicar sus métodos de trabajo en biología (o viceversa), realmente la biofísica va más allá. Se trata de toda una especialidad científica moderna con un nuevo marco de trabajo desde el cual se producen nuevos instrumentos y estrategias para entender con mayor detalle los procesos biológicos a todos los niveles de organización, desde el estadio precelular (átomos y moléculas) hasta el pluricelular (incluyendo organismos y ecosistemas). Para ello es imprescindible el trabajo en equipo de especialistas de diferentes ramas de las ciencias naturales, desde físicos y químicos a biólogos y médicos, así como de la ingeniería. Un esfuerzo conjunto que ha generado numerosos avances importantes para la humanidad.

Probablemente, la especialidad más antigua de la biofísica sea la biomecánica; tan antigua que se puede considerar que nació

incluso antes, concretamente en el siglo xvii, con los trabajos del científico italiano Alfonso Borelli. Esta disciplina combina conocimientos de anatomía, fisiología y mecánica para estudiar a los seres vivos desde un punto de vista estructural y mecánico, lo cual ha permitido conocer con precisión los esfuerzos que realizan nuestros músculos y articulaciones en determinadas situaciones. Gracias a la biomecánica se ha mejorado mucho, por ejemplo, en la práctica deportiva, tanto en el rendimiento de los atletas como en la prevención de lesiones. Además, la combinación de estos conocimientos científicos con la ingeniería es la base esencial del diseño de prótesis y de la ingeniería biónica.

Todos los días percibimos otras formas de vida distinta a la humana, recordándonos que nuestra especie es tan solo una más de entre todas las que habitan el planeta, resultado de una continua evolución por selección natural, tal como propuso Charles Darwin a mediados del siglo xix. Quizá una de las cosas que más llama la atención es la diferencia de tamaño tan enorme que podemos constatar entre unas especies y otras. Gracias a la biofísica sabemos que el tamaño condiciona una serie de aspectos importantes en la vida de las especies. En algunos casos existe consenso, como ocurre con las restricciones estructurales que deben satisfacer las extremidades de los animales en base a su tamaño, pero en otros aspectos ese acuerdo aún no se ha alcanzado, como sucede con la ley de Kleiber del metabolismo.

Algunas especialidades de la biofísica tienen hoy líneas de investigación muy prometedoras, sobre todo a nivel celular y molecular. Como veremos, la biofísica celular empezó con el estudio de los fenómenos de membrana y los estudios de electrofisiología que dieron lugar, ya en el siglo xx, a las primeras teorías de formación y propagación de los impulsos nerviosos en nuestras neuronas. Desde entonces en biofísica celular se han conseguido logros importantísimos para el bienestar del ser humano, como pueden ser el complejo conocimiento de la estructura en doble hélice del ADN, que ha permitido descifrar nuestro código genético y el de muchas otras especies, o la determinación estructural, átomo a átomo, de macromoléculas tan complejas como las proteínas.

La comprensión del funcionamiento de los impulsos nerviosos es otro de los puntales de la biofísica. Entre otras muchas funciones, transmiten al cerebro la información que recogemos del entorno a través de nuestros sentidos. Si esa información, además, se consigue «a distancia», como ocurre con la vista y el oído, redundará en una mayor supervivencia de la especie. Los estímulos visuales nos llegan en forma de ondas electromagnéticas a unas frecuencias muy determinadas, y los ojos, «diseñados» con una perfección asombrosa, son los órganos encargados de formar una imagen visual nítida del entorno. En el caso del oído, que recoge la información a partir de ondas de presión, resulta esencial el mecanismo por el que diferenciamos entre tonos agudos y graves. Entender eso y otras propiedades típicas de las ondas sonoras permitió, entre otras cosas, el desarrollo de la ecografía como técnica de exploración médica.

Pero la radiación electromagnética también existe en un amplio rango de frecuencias que no somos capaces de ver. Esto lo puso de manifiesto Wilhelm Röntgen en 1895 con el descubrimiento de los rayos X, que tenían la extraña propiedad de permitir la visión de los huesos de una persona, tras impresionarlos sobre una placa fotográfica. Poco después, Henri Becquerel descubrió la radiactividad, esas emisiones de partículas y de rayos X. Con el tiempo se supo que estas radiaciones son ionizantes y que pueden ser especialmente dañinas para la vida por su capacidad para romper enlaces químicos en las moléculas. No obstante, si se usan bajo estrictas normas de seguridad, pueden generar enormes beneficios para la humanidad, especialmente en el campo de la medicina, ya que permiten vislumbrar lo que no somos capaces de ver con nuestros ojos y combatir con armas muy potentes males como el cáncer. Todo eso y mucho más lo sabemos gracias a la biofísica, de la que alguien dijo una vez que es el cruce de caminos donde se combina lo más interesante de todas las ciencias. Sin duda, estaba en lo cierto.

# Locomoción y biomecánica

Con modelos estructurales sencillos y las leyes de Newton podemos explicar desde nuestra forma de desplazarnos hasta la acrobacia del gato para caer sin sufrir apenas daños. No es extraño que con modelos más completos y sofisticados y la ayuda de la computación, se puedan establecer las bases del desarrollo de prótesis o de la mejora de la técnica deportiva.

Probablemente todos, en algún momento de la vida, nos hemos preguntado cómo es posible que las aves e insectos consigan volar con tanta facilidad, o que los gatos sean capaces de moverse con tan asombrosa agilidad. No es nada raro. Saber cuál es el origen del movimiento de los animales, y también del propio ser humano, ha sido una de las preguntas a las que hemos intentado buscar respuesta desde mucho tiempo atrás. Por ejemplo, el filósofo Aristóteles, ya en la Grecia antigua, dedicó un tratado a este asunto que tituló *El movimiento de los animales* (más conocido por su título en latín, *De Motu Animalium*).

Sin embargo, la obra considerada como el germen de la biomecánica fue escrita por el físico, fisiólogo y matemático italiano Giovanni Alfonso Borelli en el siglo xvii. Su obra también se tituló *De Motu Animalium*, quién sabe si en homenaje a Aristóteles. Aquí es donde, por primera vez, se demuestran mediante conceptos matemáticos diversas teorías sobre el movimiento de los animales. Entre otros logros, Borelli fue el primero que explicó el funcionamiento de los músculos para generar movimiento mediante contracciones y, además, consiguió refutar, a través de experimentos, otras teorías de la época. También dedujo que las

paredes arteriales del cuerpo humano debían ser elásticas para soportar la presión generada por el corazón en sus latidos. Por estas y otras razones más, se considera a Borelli como el padre de la biomecánica y, por este motivo, el premio más prestigioso que otorga anualmente la Sociedad Americana de Biomecánica lleva el nombre de este científico pionero.

Estamos entrando en una era biónica en la que comenzamos a encontrarnos con tecnología lo suficientemente sofisticada como para imitar funciones fisiológicas importantes.

HUGH HERR

Queda entonces claro que la biomecánica es una de las especialidades más antiguas de la biofísica. Ahora bien, ¿significa esto que actualmente sea una rama anticuada? Nada más lejos de la realidad. La biomecánica se sigue usando como base para el desarrollo de nuevas aplicaciones en medicina, en estudios forenses, en fisioterapia y también en mejoras de rendimiento deportivo. Un ejemplo muy claro es el Premio Princesa de Asturias otorgado a Hugh Herr en 2016, uno de los líderes mundiales en la ingeniería biónica, que es una especialidad cuya finalidad es desarrollar sistemas artificiales que imiten el funcionamiento de órganos y organismos vivos para sustituirlos. Merece la pena detenernos brevemente para conocer la historia de este investigador estadounidense, ya que es sobrecogedora.

Poco antes de cumplir los dieciocho años, Herr sufrió la amputación de sus dos piernas al quedársele totalmente congeladas tras sufrir un accidente de montañismo. Tras ello, redirigió todo su talento a mejorar la calidad de vida de todas aquellas personas que sufrían una discapacidad semejante a la suya. Consiguió ser admitido en las universidades estadounidenses más prestigiosas (fue aceptado para cursar un máster en el Instituto Tecnológico de Massachusetts —MIT— y posteriormente para desarrollar su tesis doctoral en la Universidad de Harvard), y actualmente dirige su propio grupo de investigación en el MIT, donde ha conseguido fabricar unas avanzadísimas piernas biónicas cuyos movimientos se controlan directamente desde el cerebro (véase la fotografía de la página contigua). La calidad de estas prótesis, que él mismo usa, son tales que le han permitido volver a practi-

Queda entonces claro que la biomecánica es una de las especialidades más antiguas de la biofísica. Ahora bien, ¿significa esto que actualmente sea una rama anticuada? Nada más lejos de la realidad. La biomecánica se sigue usando como base para el desarrollo de nuevas aplicaciones en medicina, en estudios forenses, en fisioterapia y también en mejoras de



Hugh Herr durante la presentación de las primeras piernas biónicas de control neural en la edición de 2014 del evento TED que tuvo lugar en Vancouver, Canadá.

car una de sus aficiones: la escalada. Por lo tanto, además de ser un líder en su campo de investigación, Herr es todo un modelo de talento y superación.

Estos ejemplos son una pequeña muestra de que los principios básicos de la biomecánica siguen muy presentes en estudios de investigación y desarrollo, y que se aplican en implantes ortopédicos, ergonomía, deporte, etc. Vamos a repasar algunas curiosidades del funcionamiento del cuerpo humano desde su punto de vista mecánico.

## LA MARCHA Y LA CARRERA: UN SISTEMA DE PÉNDULOS

El modelo más sencillo que uno puede imaginarse para reproducir los movimientos del cuerpo humano podría tener la apariencia de un muñeco Pinocho de madera. Cada parte de su cuerpo constituye un ente rígido que únicamente describe movimientos pendulares alrededor de las articulaciones. De hecho, un modelo tan sencillo como este, en el que se ignoran características tales como la intervención de los músculos o la semimovilidad de la columna vertebral, es suficiente para describir nuestro caminar mediante principios físicos básicos. Es más, para analizar los aspectos esenciales de nuestra forma de andar iremos un paso más allá en el ejercicio de simplificar la forma del cuerpo humano, e ignoraremos la existencia de manos, codos, rodillas y pies. De esta forma convertimos los brazos y las piernas en grandes piezas cilíndricas y rígidas que oscilan alrededor de los hombros y las caderas, respectivamente.

En esta visión tan simple, hemos reducido nuestro cuerpo a un tronco rígido al cual se acoplan nuestras extremidades, que realizan movimientos oscilatorios con respecto al tronco gracias a las articulaciones. Así, cada extremidad constituye lo que los físicos llamamos un *péndulo físico*, que no debe confundirse con el péndulo *simple*, o péndulo, a secas.

El péndulo *simple* consiste en un sistema idealizado en el que se ata una bolita pequeña a una cuerda que cuelga de un punto fijo, de modo que la acción de la gravedad mantiene la cuerda

siempre tensa. Debido a las características del sistema, este se puede modelar muy bien considerando que toda la masa de la bolita está concentrada en su *centro de gravedad*, despreciando la masa de la cuerda con respecto a la de la bolita. Este procedimiento ha sido muy estudiado, puesto que la oscilación del péndulo se puede describir muy bien mediante las ecuaciones del movimiento armónico simple, siempre y cuando el ángulo máximo de oscilación sea lo suficientemente pequeño. Por ahora, solo vamos a necesitar saber que el periodo de oscilación de un péndulo simple, o sea, el tiempo que tarda en repetir sus condiciones cinemáticas (misma posición, misma velocidad y misma dirección del movimiento), es proporcional a la raíz cuadrada de la longitud de la cuerda. Es decir, que si la cuerda de un péndulo mide cuatro veces más que la de otro, entonces el periodo del primero es el doble que el del segundo. Curiosamente, el periodo de oscilación no depende de la masa que tenga la bolita.

El péndulo *físico* es un concepto más complicado, pero no mucho más. A diferencia del caso anterior, este consiste en un cuerpo rígido sujeto por un eje horizontal que lo atraviesa y alrededor del cual puede describir giros en un plano vertical, de modo que no podemos suponer que toda su masa esté concentrada en un punto. Entonces, si queremos calcular el periodo de oscilación de forma genérica, sí necesitamos saber su masa total y conocer dos características que dependen de la forma y homogeneidad de este objeto rígido: dónde está su centro de gravedad y cuál es su *momento de inercia* con respecto al eje de giro, un concepto que analizaremos con más detalle más adelante. Conocidas estas tres magnitudes, se puede calcular el periodo de oscilación de cualquier objeto colgante, por arbitraria que sea su geometría. Además, si el objeto tiene una forma geométrica simple, entonces el momento de inercia se puede escribir como función de las dimensiones de dicho objeto (longitud, anchura, diámetro, etcétera).

Ninguna persona sensata negará que la naturaleza realiza su trabajo con el máximo grado de simplicidad y economía. Por tanto, las máquinas artificiales serán, sin duda, más exitosas si modelan al máximo el trabajo de la naturaleza.

GIOVANNI ALFONSO BORELLI

## EL PÉNDULO SIMPLE Y EL PÉNDULO FÍSICO

Un péndulo simple consiste en un objeto puntual de masa  $m$  suspendido de un punto fijo mediante un hilo inextensible, de masa despreciable y de longitud  $l$  (figura 1). Sobre la masa puntual actúan dos fuerzas: su propio peso (igual a  $mg$ , siendo  $g$  la aceleración de la gravedad) y la tensión ( $\tau$ , en la figura 1) transmitida por el hilo. Si desplazamos ligeramente la masa puntual de su posición de equilibrio, de modo que el hilo forme un ángulo  $\theta$  con la vertical, y la liberamos, describe entonces un movimiento periódico a lo largo de un arco de circunferencia. Dicho movimiento periódico es causado por la componente tangencial del peso a lo largo de la trayectoria, que es igual a  $P_x = mg \sin \theta$ . Si las oscilaciones son pequeñas, se puede aproximar el seno del ángulo por el valor de dicho ángulo en radianes, o sea,  $\sin \theta \approx \theta$ , por lo que  $P_x \approx mg\theta$ , y en ese caso el movimiento oscilatorio se puede aproximar a un movimiento armónico simple (MAS). De la resolución de las ecuaciones de movimiento (usando la segunda ley de Newton, que establece que la aceleración experimentada por un objeto, multiplicada por su masa, es igual a la fuerza neta ejercida sobre este) se deduce la ecuación para el periodo,  $T$  (tiempo que tarda en realizar una oscilación completa),

$$T = 2\pi \sqrt{\frac{l}{g}}$$

De hecho esta fórmula da resultados muy buenos (menos de un 5% de error) hasta una apertura angular máxima de  $60^\circ$ , aproximadamente.

FIG. 1

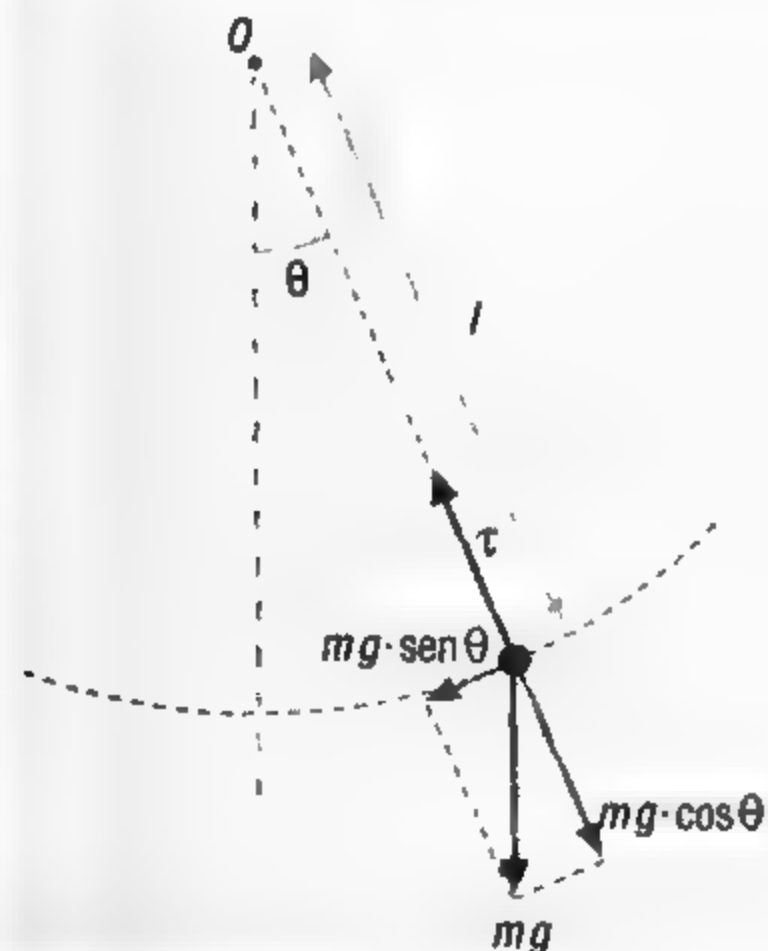
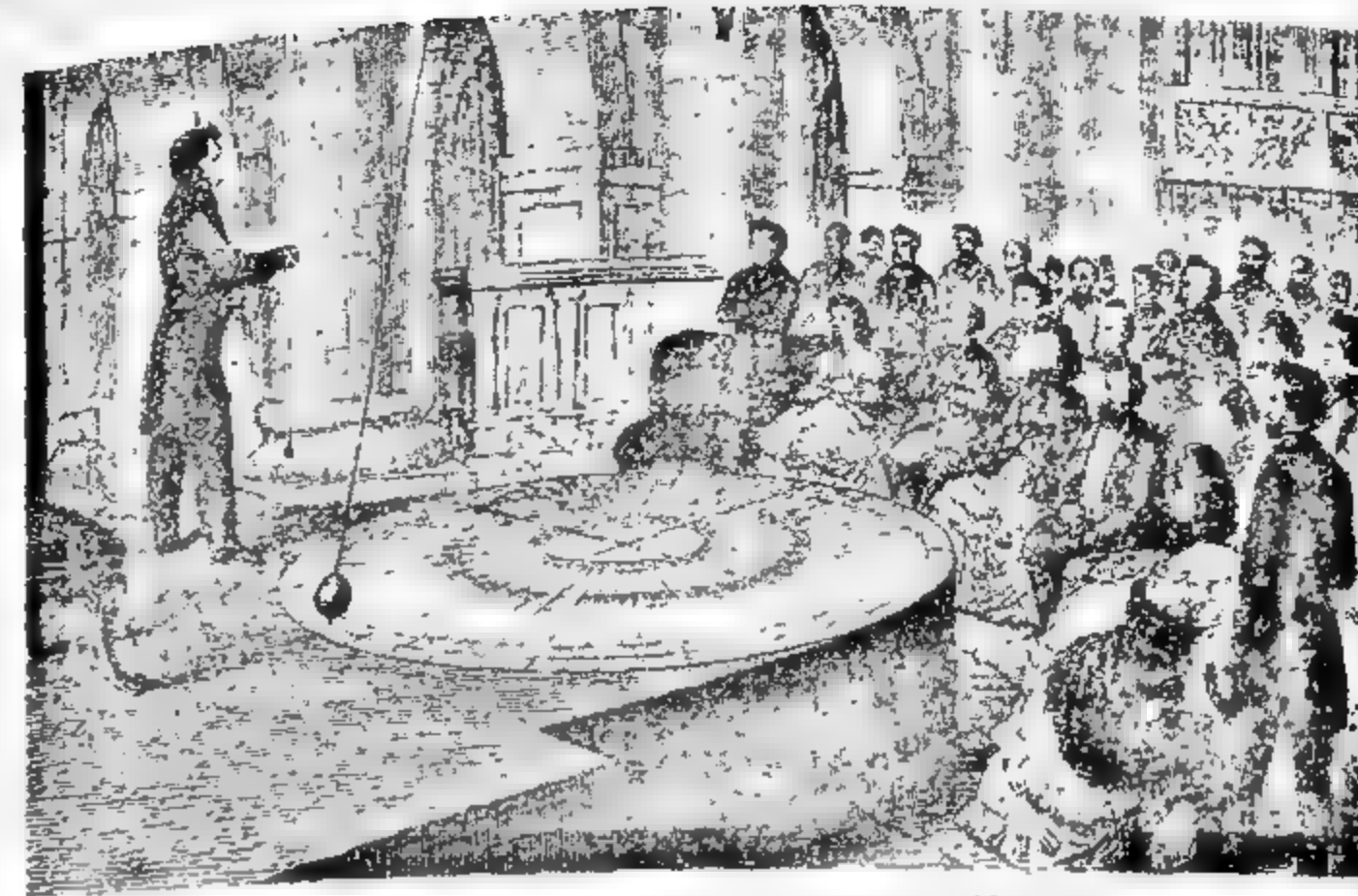
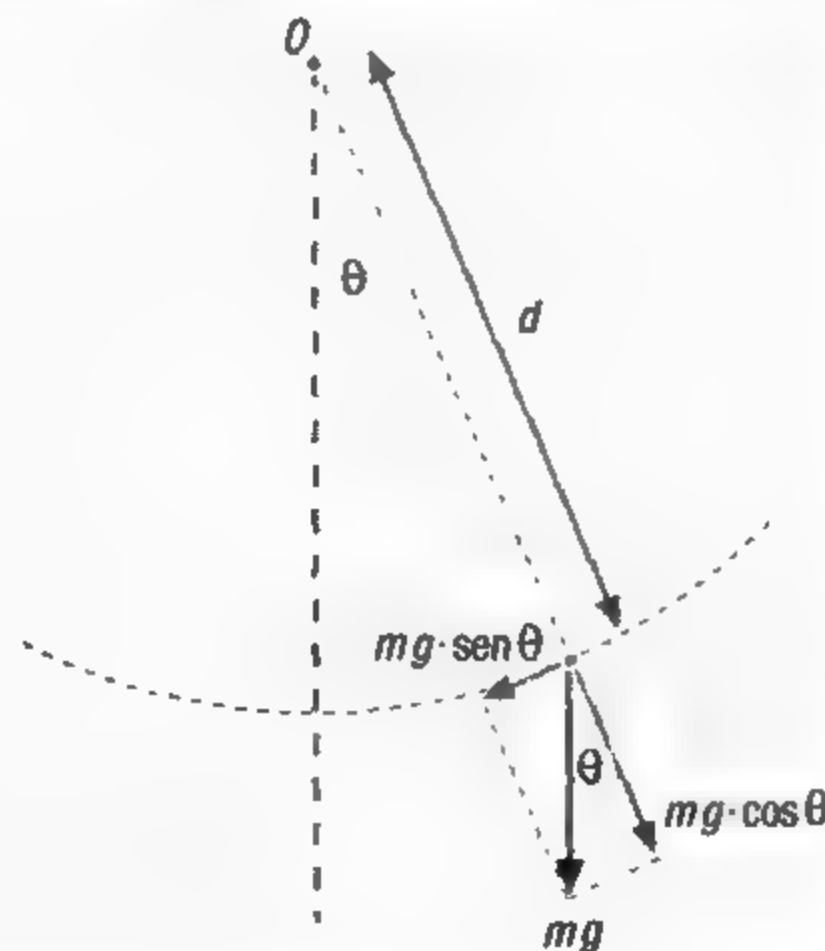


FIG. 2



El físico francés Léon Foucault realizó en 1851 un experimento en el Panteón de París con un péndulo de su invención acabado en un estilete que dejaba marcas en una base de arena. Gracias a ese péndulo simple, que dibujaba cada una de las marcas a unos dos milímetros a la izquierda de la precedente, pudo demostrar la rotación terrestre.

## La precisión del «péndulo biológico»

El péndulo físico constituye un modelo más preciso para el caso de un objeto real (como un brazo o una pierna) que se encuentre realizando pequeñas oscilaciones en torno a su punto de equilibrio, y para el que la aproximación de masa puntual no es adecuada (figura 2). En este caso se considera que el objeto está fijado a un punto de sujeción (O) que se encuentra a una distancia  $d$  del centro de gravedad del mismo, que es el punto de aplicación efectivo de la fuerza peso. Resolviendo ahora las ecuaciones de movimiento de este sistema, aplicando la dinámica de sólido rígido, se obtiene que el periodo de oscilación,  $T$ , viene dado por

$$T = 2\pi \sqrt{\frac{I}{mgd}}$$

donde  $I$  es el momento de inercia del objeto con respecto al eje de giro que pasa por el punto de sujeción. Si aplicamos este resultado a una extremidad rígida y homogénea, tal y como se supone en el modelo de péndulo invertido para la marcha, se deduce que el momento de inercia de la extremidad es

$$I = \frac{1}{3} ml^2,$$

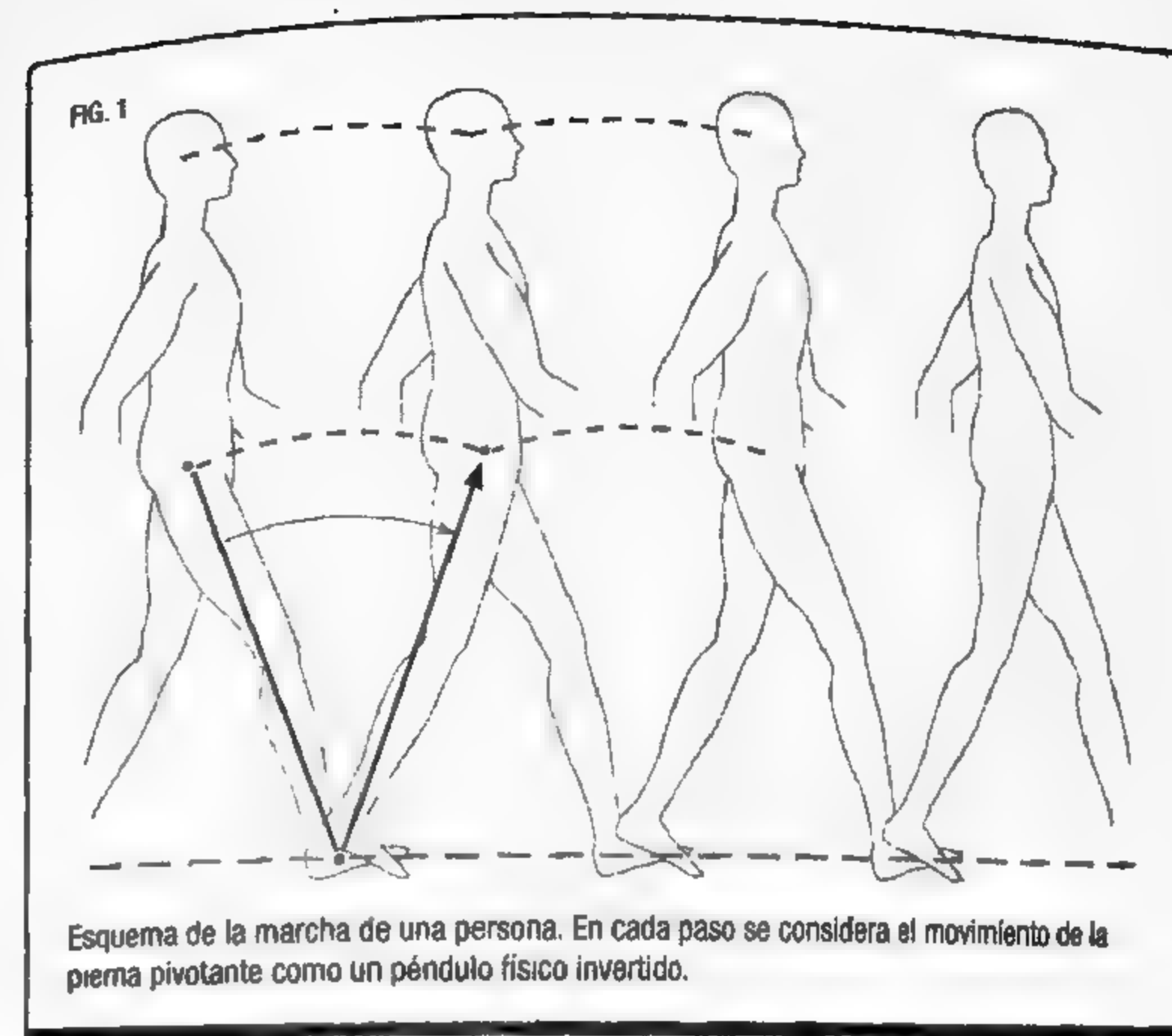
con el punto de sujeción a una distancia  $d = l/2$ , de donde se deduce para este caso particular que el periodo de oscilación de la extremidad es

$$T = 2\pi \sqrt{\frac{2l}{3g}}$$

Para reproducir de forma sencilla el movimiento de una extremidad, vamos a considerar el caso de una barra rígida que cuelga libremente por uno de sus extremos y que, además, es homogénea, lo cual implica que su centro de gravedad coincide con su centro geométrico. Tras un cálculo no demasiado complicado se obtiene un resultado de naturaleza similar al del péndulo simple: el periodo es, de nuevo, proporcional a la raíz cuadrada de la longitud de la barra y no depende de su masa. Por ejemplo, en el caso de una barra que mida 90 cm, aproximadamente la longitud de la pierna de una persona adulta, observaremos que su periodo de oscilación es de 1,55 segundos.

Con los conceptos anteriores ya podemos entender el modelo más sencillo que se conoce para describir cómo camina una persona, que se conoce como modelo de *péndulo invertido*. Su esquema se reproduce en la figura 1 y consiste en considerar que en cada paso la pierna pivota alrededor del pie, el cual sirve de punto de apoyo. Por lo tanto, cada vez que damos un paso la pierna realiza un movimiento de media oscilación pendular y la cadera describe arcos de circunferencia. Vamos a utilizar este modelo para estimar de qué orden es la velocidad de marcha que podemos realizar cómodamente. Supondremos que el ritmo más cómodo es aquel que se realiza de manera sincrónica con la frecuencia natural del movimiento de las extremidades, ya que en dicho caso la oscilación de nuestra pierna estaría provocada, en teoría, por su propio peso. Como cada paso corresponde a media oscilación, entonces debemos dar un paso cada 0,8 segundos, aproximadamente. Si también suponemos que la longitud de un paso es más o menos la misma que la longitud de la pierna, que es lo que corresponde a una marcha ni demasiado rápida ni lenta, entonces la cadera se ha de desplazar esa distancia durante un semiperiodo de oscilación. Un sencillo cálculo nos da un valor de 1,15 m/s, que equivale a unos 4 km/h o, lo que es lo mismo, a recorrer 1 km cada 15 minutos.

Naturalmente, de haber escogido una longitud de paso diferente, habiésemos obtenido un valor distinto para la velocidad, lo cual concuerda con lo que observamos a nuestro alrededor. Todos, cuando llevamos algo de prisa, procuramos caminar con



pasos más largos (si el vestuario lo permite) pero sin cambiar apenas la cadencia de paso. Los párrafos anteriores explican este hecho: aumentar la cadencia de paso implica caminar con una frecuencia de oscilación mayor que la frecuencia natural impuesta por la longitud de su pierna, lo cual implica mantener un régimen de oscilaciones forzadas y una intervención mayor de nuestros músculos; en definitiva, un mayor gasto de energía, como ocurre en casos en los que ya marchamos con demasiada celeridad.

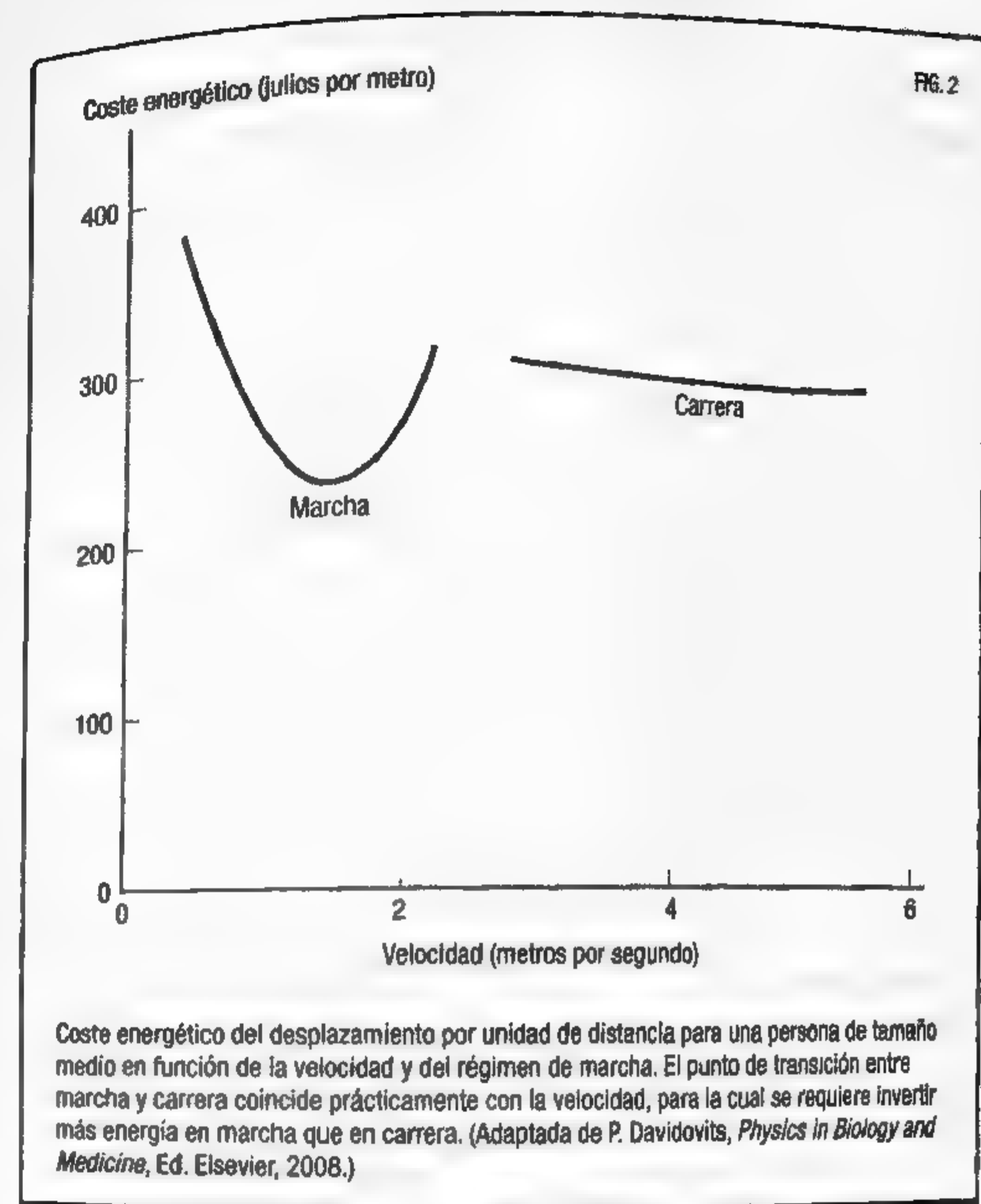
### Transición de la marcha a la carrera

En general, si pretendemos caminar con una cadencia muy distinta de la que corresponde a nuestra frecuencia natural de oscilación entramos en lo que se conoce como régimen de *oscilaciones forzadas*, en el cual invertimos una energía extra para frenar o acelerar el movimiento oscilatorio de nuestra pierna. La figura

2 muestra, para una persona de tamaño medio, la energía consumida por unidad de longitud recorrida (medida en julios por metro) en función de la velocidad de desplazamiento. Lo primero que se observa es que, en régimen de marcha, existe una velocidad óptima desde el punto de vista energético que se encuentra en torno a 1,5 m/s. Este valor es ligeramente mayor que el obtenido con nuestro sencillo cálculo, por lo que las simplificaciones tenían algo de sentido. Por otro lado, existe una discontinuidad entre el régimen de marcha y el régimen de carrera que se explica por la naturaleza diferente de ambos movimientos.

La diferencia principal entre la marcha y la carrera es que, en el primer caso, uno de los pies siempre está tocando el suelo, por lo cual el movimiento es de tipo pendular, ayudado por la fuerza de la gravedad; por el contrario, en la carrera hay intervalos de tiempo en los que ambos pies se encuentran en el aire. Además, cuando corremos flexionamos nuestras piernas para conseguir, entre otras cosas, una longitud efectiva menor en nuestras piernas que impliquen una frecuencia natural de paso mayor. Todo ello se realiza, naturalmente, a expensas de nuestros músculos.

La figura 2 indica además que, a una determinada velocidad, dejamos de andar para empezar a correr por una cuestión de eficiencia energética. No obstante, podemos volver a nuestros cálculos con el modelo de *péndulo invertido* para obtener dicha velocidad de transición. Observemos de nuevo la figura 1 y fijémonos en el hecho de que la cadera describe un arco circular alrededor del pie de apoyo. Cualquier cuerpo que describa un movimiento circular experimenta una *aceleración centrípeta*,  $a_c$ , relacionada con la velocidad de desplazamiento,  $v$ , y el radio de giro de la trayectoria,  $r$ , mediante la expresión  $a_c = v^2/r$ . Entonces, cuando la pierna pasa por su posición vertical, la cadera experimenta una aceleración centrípeta dada por la expresión anterior, siendo el radio de giro igual a la longitud de la pierna. Esta aceleración centrípeta no puede ser mayor que la proporcionada por la gravedad ( $9,8 \text{ m/s}^2$ ) puesto que, de lo contrario, el pie se separaría del suelo antes de completar el paso, que es justo lo que hacemos al correr. Para una pierna de 90 cm esta velocidad límite es de unos 3 m/s (10,8 km/h), que corresponde a



una velocidad de marcha bastante rápida, difícil de aguantar sin el entrenamiento adecuado. De todos modos, como curiosidad, podemos comprobar con ayuda de una cinta de correr que la velocidad a la que debemos comenzar a trotar es algo inferior a esos 10 km/h, pero no mucho: algo más de 7 km/h. La diferencia se debe principalmente al hecho de que no hemos considerado que la pierna debe acelerarse al comenzar el paso, y frenarse al terminarlo. Entonces, ¿cómo es posible que este límite lo superen ampliamente los marchadores olímpicos, puesto que la ve-

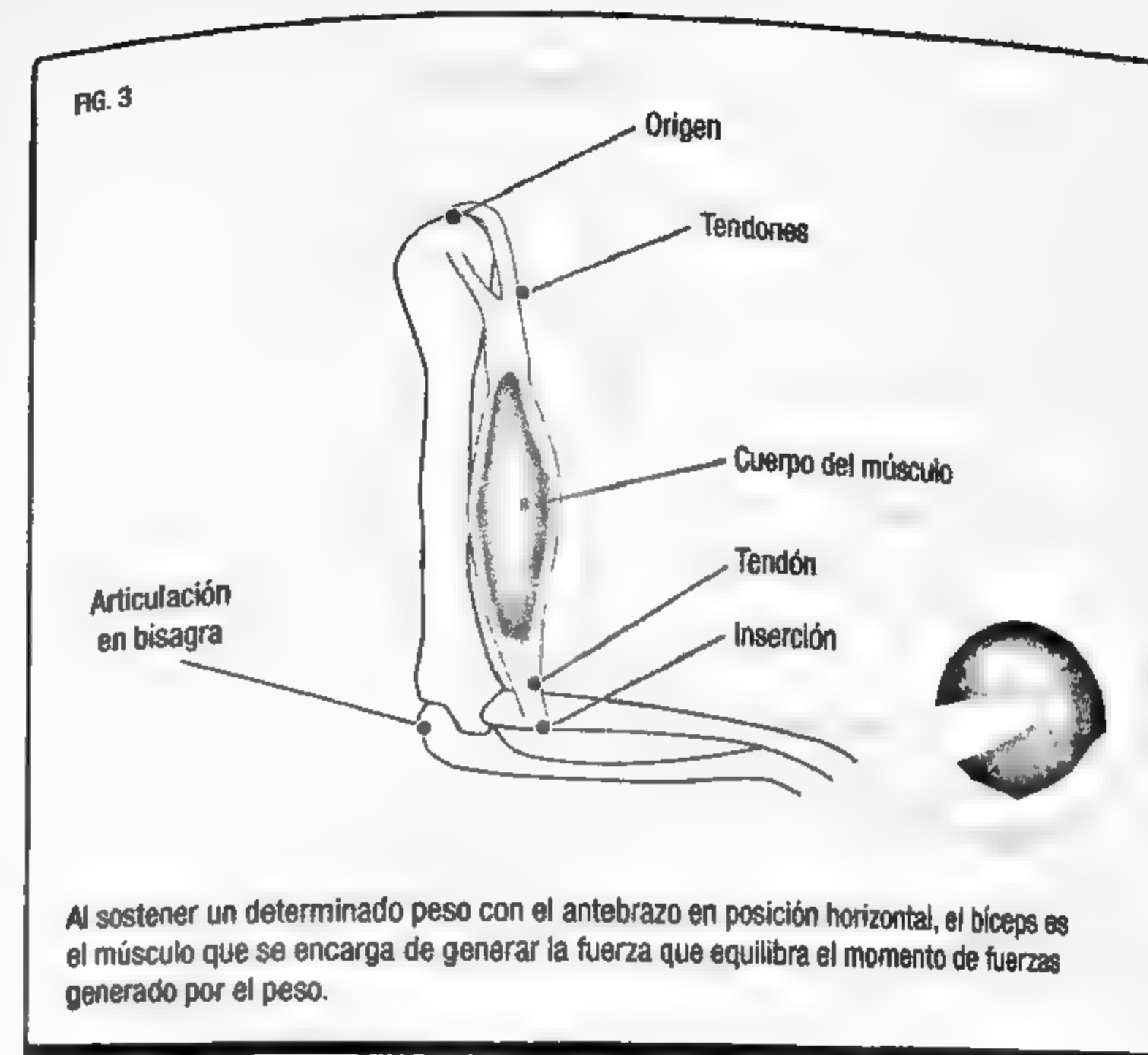
locidad media de la actual plusmarca mundial de 20 km marcha es superior, y con creces, a 4 m/s? La respuesta está en que usan una técnica muy depurada en la que combinan una flexión de la pierna en movimiento (para aumentar su frecuencia de oscilación, acortando su longitud efectiva) con movimientos de acompañamiento de la cadera y del tronco, por lo que deja de ser aplicable este modelo de péndulo invertido.

## MÚSCULOS, HUESOS Y ARTICULACIONES: ACCIÓN Y REACCIÓN

Si bien para explicar algunas curiosidades del régimen de marcha en los seres humanos ha bastado con un modelo muy sencillo en el que no se consideraban ni músculos ni articulaciones, para describir otras situaciones que involucren la acción de extremidades u otras partes del cuerpo ya necesitamos una representación más completa de nuestro cuerpo. Algunos ejemplos pueden ser el estudio del movimiento de las piernas al correr o de la carga que soporta una determinada articulación en una postura determinada. En estos casos ya es necesario incluir en el modelo, como mínimo, la morfología de los huesos, músculos y articulaciones y aplicar las *leyes de la palanca*. Veámoslo usando las extremidades como ejemplo.

### Las extremidades y la ley de la palanca

En la figura 3 observamos la disposición de los huesos de un brazo sosteniendo una pelota pesada así como de los músculos y tendones relevantes que evitan que el peso de la pelota venza al brazo. En general, los *huesos* son órganos rígidos que sustentan la estructura del cuerpo y actúan como *palancas* en situaciones como la descrita en la figura. Los puntos de unión entre los huesos son las *articulaciones*, que pueden ser de varios tipos. La articulación del codo es de tipo *bisagra*, porque solo permite la rotación alrededor de un único eje. Otras articulaciones, como la del hombro, son de tipo *esférico* y permiten mayor libertad



de rotación. Por otro lado, como sabemos, los *músculos* son los responsables del origen de la fuerza ejercida (en esta figura evitan que el brazo caiga) y presentan dos (a veces más) inserciones en huesos diferentes, los *tendones*.

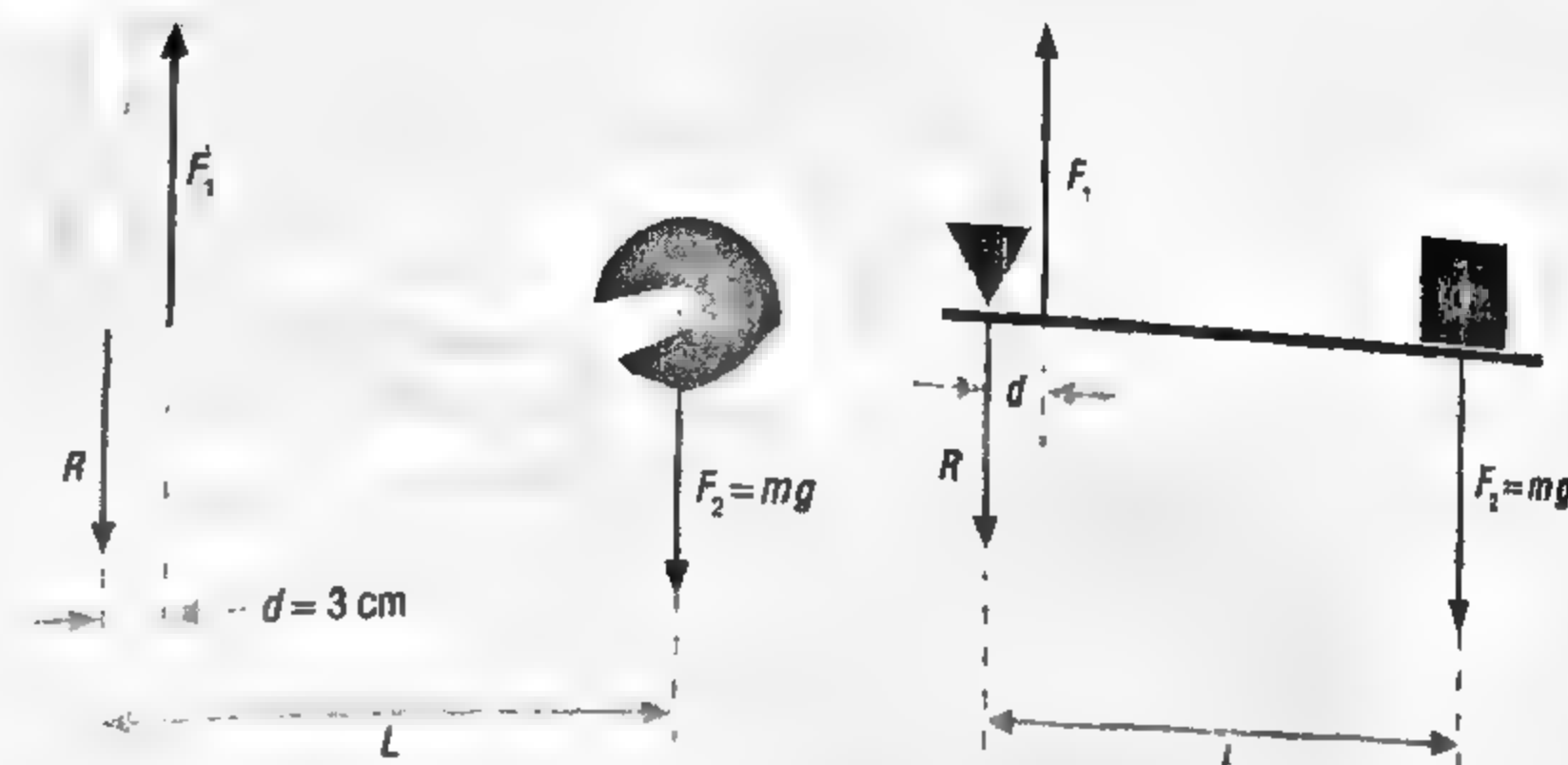
Imaginemos ahora que queremos saber cuál es la fuerza efectiva ejercida por nuestros músculos y sobre nuestras articulaciones en la situación mostrada en la figura. Para ello debemos recurrir a la segunda ley de Newton y aplicar la condición de equilibrio dinámico entre todas las fuerzas que actúen sobre los huesos del antebrazo. Por lo tanto, necesitamos conocer una serie de detalles del brazo, al menos: la geometría de los huesos, que por simplicidad estamos considerando rígidos; la libertad de movimiento de la articulación, y el ángulo de inclinación y localización del punto de inserción de cada tendón en el hueso correspondiente. Este sistema se puede modelar muy bien mediante la palanca mostrada en la figura 4. Esta palanca es de *tercera*

clase, ya que el *fulcro* o *pivote* (aquí es la articulación del codo) está en un extremo, y la *resistencia* o carga aplicada (en este caso la bola) se encuentra en el extremo opuesto, por lo que la fuerza activa (*potencia*, en este contexto) queda en algún punto intermedio. Para equilibrar una palanca deben cancelarse tanto la fuerza resultante como los *momentos* (o *torques*) de todas las fuerzas aplicadas sobre la misma. Para fuerzas perpendiculares a la palanca, el momento de cada una se obtiene multiplicando el módulo de la fuerza por la distancia al fulcro (*brazo de palanca*), dando como resultado la conocidísima ley de la palanca: Potencia por su brazo es igual a resistencia por el suyo. En consecuencia, para la palanca mostrada en la figura 4 la fuerza realizada por el músculo debe ser bastante mayor que el peso de la bola, al ser el brazo de potencia mucho más corto que el de resistencia.

Dado que, por definición, la fuerza aplicada debe ser mayor que la resistencia en una palanca de tercera clase, ¿cómo es posible que el ser humano haya optado, durante su evolución, por la presencia de este tipo de palancas en sus extremidades? La clave está en que, a pesar de su evidente desventaja mecánica, las palancas de tercera clase se caracterizan por una gran movilidad de la resistencia, por lo que, con una pequeña contracción muscular, es posible realizar un gran movimiento del extremo del antebrazo. De este hecho se puede deducir que primó la facilidad de movimiento a la eficiencia mecánica en el complejo proceso evolutivo tanto del ser humano como de la gran mayoría de animales terrestres.

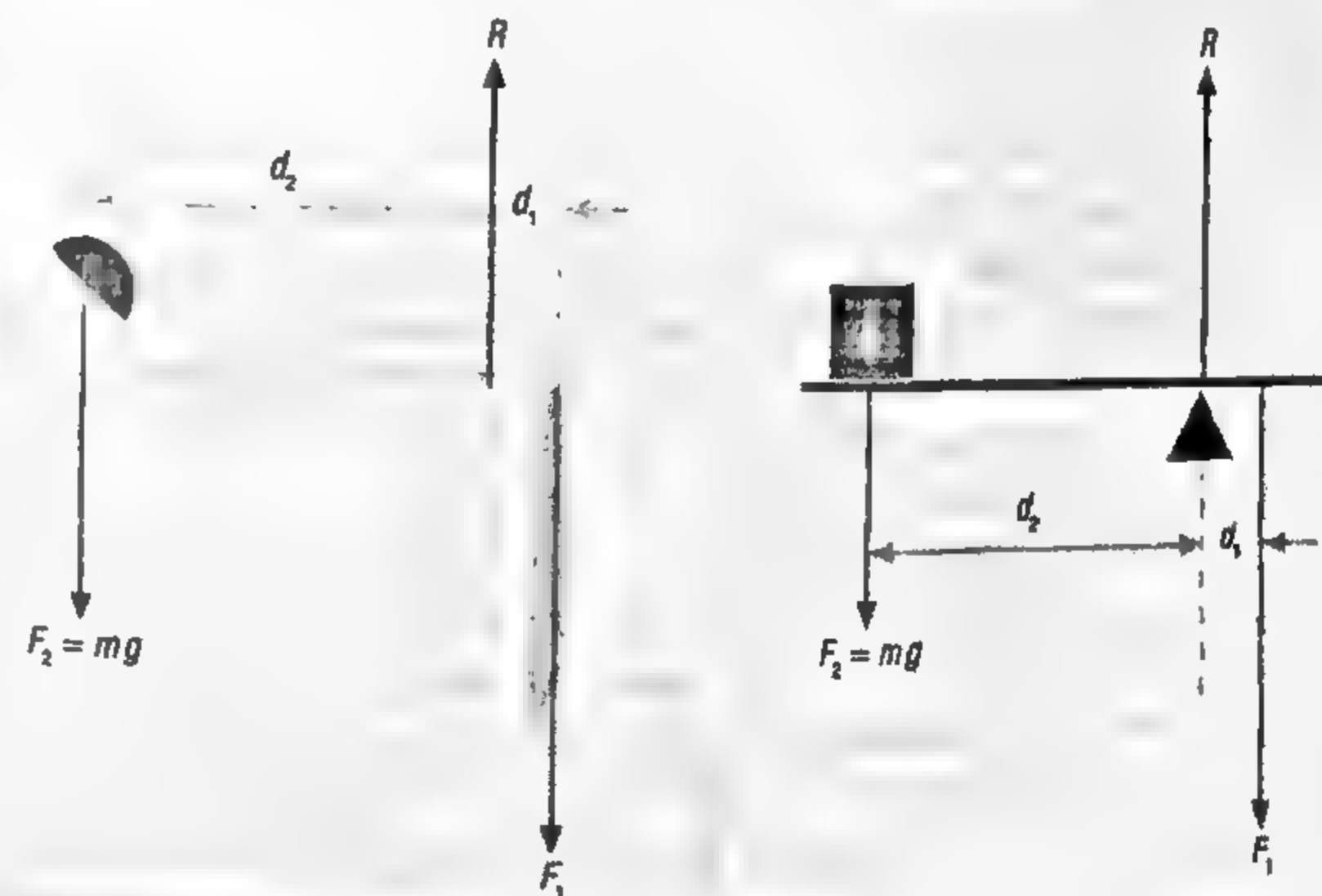
No obstante, en el cuerpo humano también existen palancas tanto de «primera clase», que son aquellas en las que el fulcro se encuentra entre la fuerza de potencia y la de resistencia, como de «segunda clase», en las que la resistencia se aplica en un punto entre el fulcro y la fuerza de potencia. Un ejemplo del primer caso viene mostrado por la figura 5, que representa la acción del tríceps durante el lanzamiento de una bola. En esta circunstancia podemos observar, de nuevo, que el brazo de potencia es bastante más corto que el brazo de resistencia, lo cual permite que un pequeño movimiento del músculo se convierta en un gran movimiento de la mano. Por otro lado, un ejemplo de palanca de segunda clase

FIG. 4

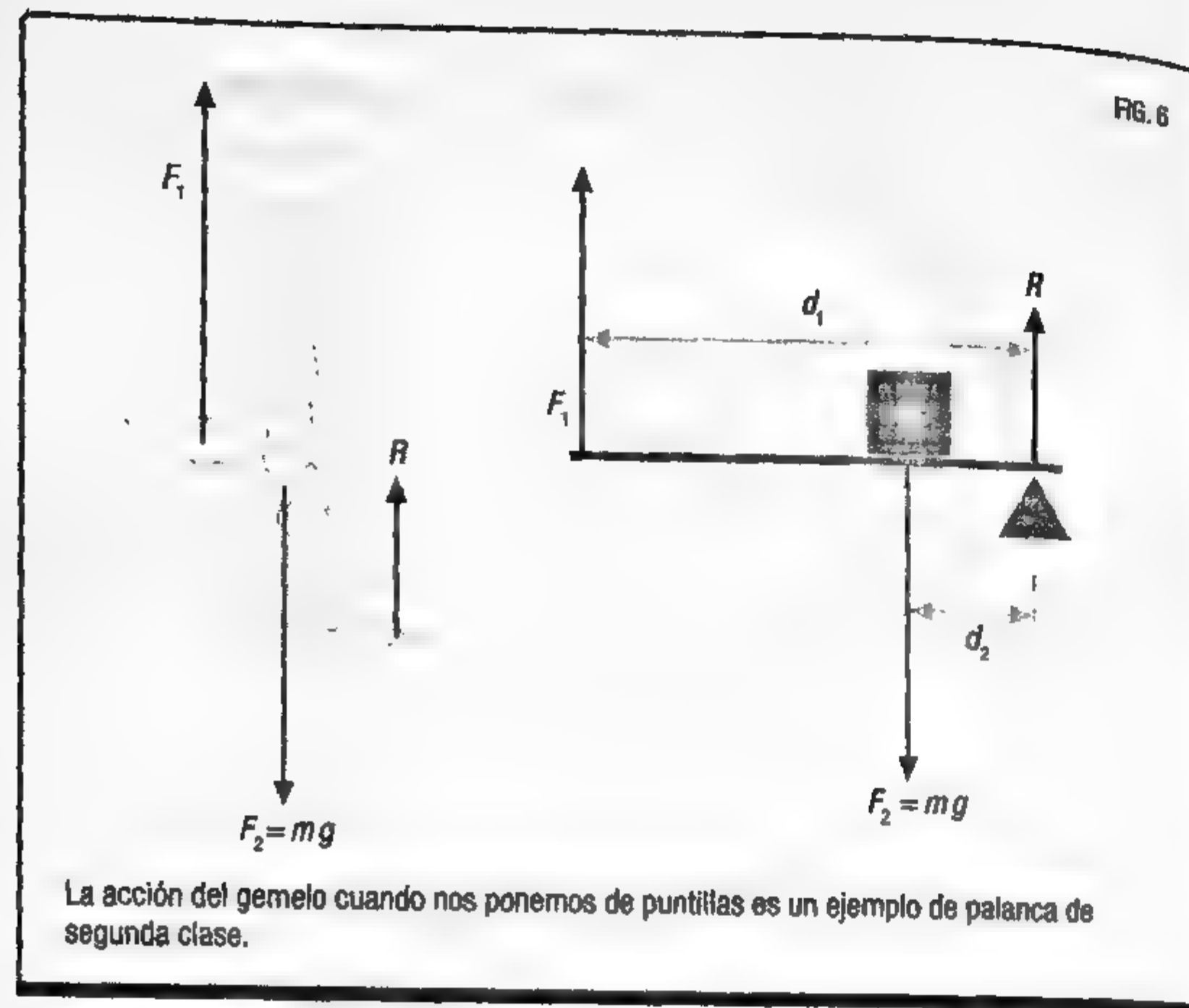


Representación dinámica de la posición descrita en la figura 3. El bíceps, la bola y los huesos del antebrazo definen una palanca de tercera clase donde el bíceps ejerce de potencia (fuerza  $F_1$ ), el codo de fulcro (fuerza de reacción  $R$ ) y la bola de resistencia ( $F_2 = mg = \text{masa} \times \text{gravedad}$ ).

FIG. 5



Un ejemplo de palanca de primera clase lo tenemos para el caso de la acción del tríceps sobre el antebrazo.

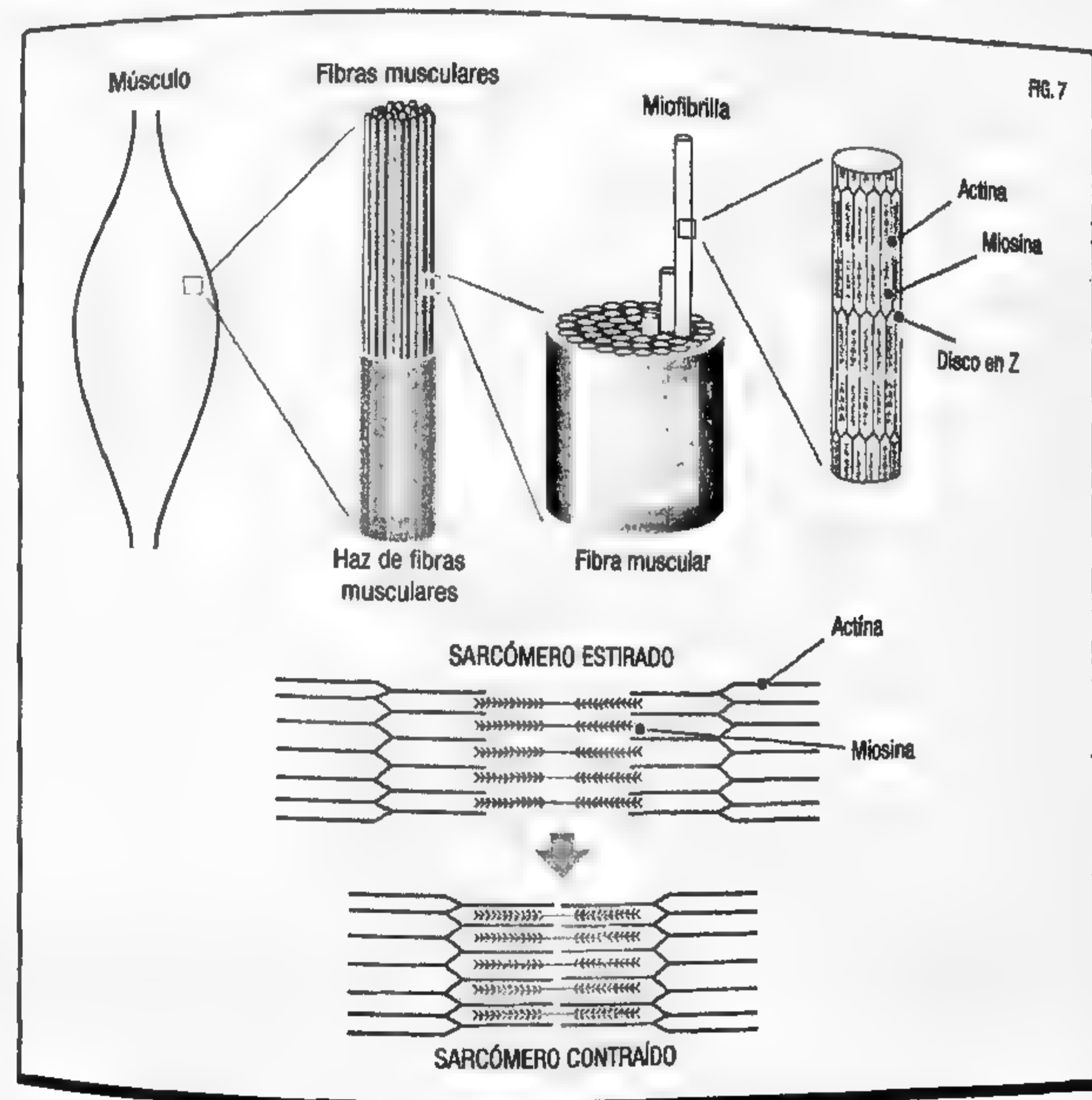


es el esquema del pie mostrado en la figura 6, que sirve para ponernos de puntillas y para saltar y amortiguar nuestros pasos al andar. En esta acción la fuerza ejercida por los gemelos, transmitida a través del tendón de Aquiles, consigue vencer el peso del cuerpo, aplicado a través del tobillo, pero a costa de realizar un desplazamiento más lento y corto. Una situación en la que es más importante una palanca mecánica que con gran movilidad.

En general, parece claro que en el cuerpo humano priman las palancas dotadas de gran movilidad con respecto a aquellas en las que se incrementa la magnitud de la fuerza de potencia. ¿Por qué ocurre esto? La respuesta está en los músculos y en la manera en la que realizan su función. Para ejercer la fuerza sobre el hueso, a través del tendón, el músculo debe contraerse y acortar su longitud. Sin embargo, tanto la longitud de contracción como la velocidad a la que realiza la misma son limitadas, lo cual implica que la clase de palanca involucrada sirva para mejorar la movilidad de, por ejemplo, las extremidades.

## ¿Cómo funcionan los músculos?

En el cuerpo humano existen varios tipos de músculos; los mostrados en los ejemplos anteriores son del tipo *esquelético*. Estos músculos ejercen su fuerza únicamente hacia su dirección de contracción, nunca al revés; por esta razón cada músculo esquelético (por ejemplo el bíceps) necesita un antagonista (en este caso el tríceps) que provoque el movimiento en sentido contrario. La razón por la que los músculos actúan de esta manera se explica observando la estructura del tejido (figura 7). Este



## LOS MALOS HÁBITOS DE CARGA DE OBJETOS PESADOS

Mediante estudios biomecánicos se puede explicar por qué determinados movimientos deben evitarse por completo, sobre todo cuando se trata de levantar o desplazar algún objeto pesado. Por ejemplo, no es en absoluto una buena idea tratar de levantar algún objeto con la espalda arqueada y, sobre todo, sin acompañar el movimiento mediante una flexión de piernas. La figura 1 muestra una forma inadecuada de levantar un objeto pesado. El peso del objeto y el del brazo (masa total  $M$ ) se aplica sobre la articulación del hombro y genera un torque que tira del tronco hacia abajo. Para compensar este torque, más el que produce el propio peso del tronco ( $mg$ ), los músculos de la espalda generan una fuerza resultante ( $T$ ) dirigida hacia la zona lumbar. Debido a que estos músculos forman un ángulo muy pequeño con la columna vertebral, la fuerza que deben ejercer para compensar el torque debe ser enorme, lo cual provoca, además, que la fuerza de contacto ( $R$ ) también sea muy elevada sobre el punto de apoyo (contacto del sacro sobre la cadera) para que el equilibrio de fuerzas sea completo. Por ejemplo, para una persona de tamaño medio sosteniendo una masa de unos 15 kg en postura inclinada de unos  $45^\circ$  se puede comprobar que tanto la fuerza ejercida por los músculos de la espalda como la de contacto sobre el sacro superan el equivalente a 300 kg. Si observamos con atención dónde se encuentran el punto de apoyo, la fuerza activa y la carga, estas cons-

FIG. 1

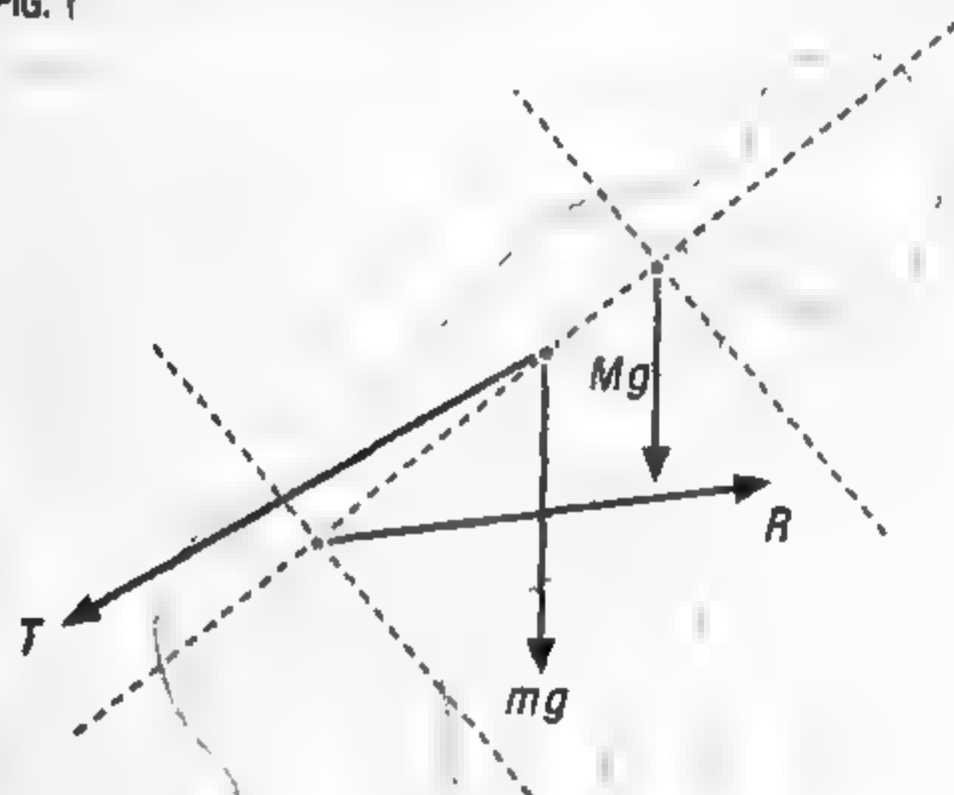
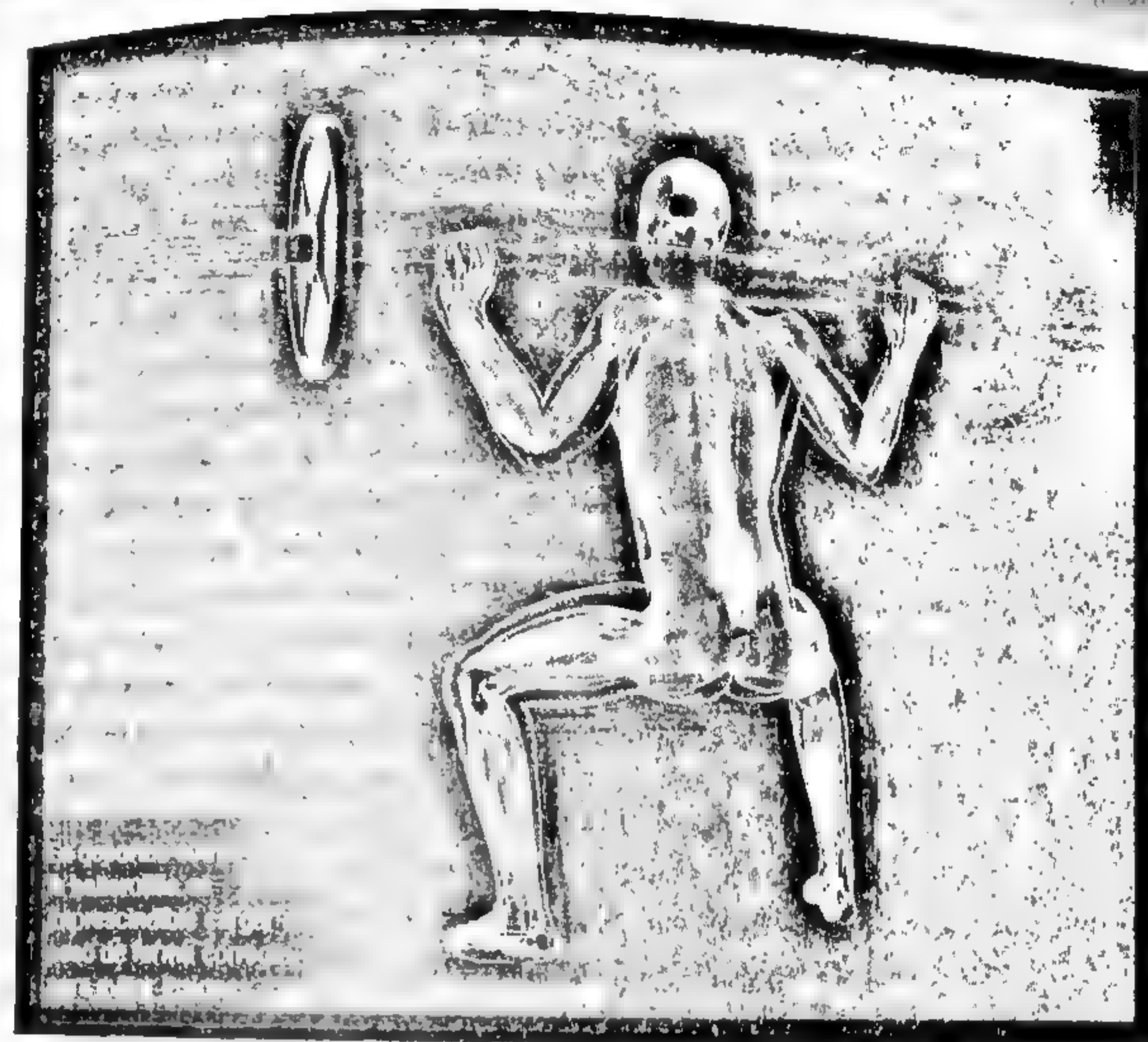


FIG. 2



tituyen una palanca de tercera clase, por lo que necesariamente la fuerza muscular es mayor que la de carga.

### Cómo levantar un peso y no lesionarse en el intento

Levantar el mismo objeto de acuerdo con la posición de la figura 2 es, por el contrario, mucho mejor por dos aspectos importantes: por un lado, como la espalda está casi en posición vertical, los músculos actúan esencialmente para soportar el peso del tronco; por otro, la carga se levanta mediante un sistema de tres palancas (pie, pierna y muslo) que se reparten la tarea de soportarla y levantarla, mediante los músculos de las piernas, mucho más potentes y preparados. Por una razón análoga, es mucho más aconsejable cargar una caja lo más cerca posible del tronco, ya que mientras más lejos esté su centro de gravedad de nuestro cuerpo, mayor es el torque producido con respecto a la cadera, aumentando así la fuerza de contacto entre la cadera y el sacro y la generada por la musculatura de la espalda.

tipo de músculo se compone de un haz de células conocidas como *fibras*, cuya forma es cilíndrica y muy alargada, tanto que, aunque su diámetro suele ser inferior a las 100 micras (0,01 cm), su longitud puede llegar a superar los 10 cm. Las fibras se mantienen unidas mediante un tejido de colágeno que, además, hace que todas confluyan en los tendones a cada extremo, los cuales se insertan en huesos diferentes. Cada fibra se compone a su vez de finas *miofibrillas* que presentan una estructura periódica longitudinal, denominada *sarcómero*, cuya longitud es de unas 2,5 micras ( $2,5 \cdot 10^{-6}$  m) en estado de relajación y puede llegar a contraerse, aproximadamente, 1 micra. Dichos sarcómeros están separados por unas estructuras, *discos Z*, desde donde emergen unos filamentos muy finos de *actina*, de un diámetro de 5 nanómetros (0,005 micras); además, entre los filamentos de actina se sitúan otros más gruesos de *miosina*, cuyo diámetro es de dos a tres veces mayor. Como curiosidad, diremos que es precisamente la disposición espacial de estos filamentos la que dota a estos músculos de su aspecto estriado que resulta tan familiar.

Ambos tipos de filamentos se unen entre sí por medio de una serie de enlaces, los *puentes de miosina*, que generan fuerzas de atracción entre ambos tipos de fibras, de modo que en estado de relajación se encuentran casi inhibidos y en estado de contracción muscular se encargan de mantener la estructura contraída del sarcómero. La comprensión de este mecanismo permite entender las propiedades del tejido muscular. A saber:

- Los músculos ejercen fuerzas de tensión cuando los sarcómeros se acortan, lo cual hace que disminuya la longitud de toda la miofibrilla (su longitud es la suma de longitudes de los sarcómeros que la componen). Dichas fuerzas de tensión se establecen mediante las «sujeciones» de los puentes de miosina. No obstante, existe un acortamiento óptimo de los sarcómeros de modo que si la contracción continúa, entonces los filamentos de miosina chocan con los discos Z y los puentes de miosina dejan de estar activos.

- Como las miofibrillas actúan en paralelo (son independientes entre ellas), la fuerza total que puede desarrollar un músculo es directamente proporcional a su sección transversal.

- Establecer un puente de miosina lleva un tiempo determinado, por lo que la velocidad de contracción también influye en la fuerza que se puede realizar. De hecho, cuanto más rápida es la contracción, menor es la fuerza total que se puede ejercer, tal y como podemos comprobar fácilmente. El máximo de fuerza solo se puede realizar sin contracción (ejercicio *isométrico*) o si esta es muy lenta, ya que en esta situación no es elevado el número de puentes de miosina que se desenganchan mientras el sarcómero cambia de tamaño. Sin embargo, en contracción rápida cada puente ejerce una fuerza menor y, además, hay menos puentes activos.

En resumen, los músculos son tejidos muy potentes que pueden generar una fuerza muy elevada por unidad de sección transversal (hay datos que llegan hasta los 30 N/cm<sup>2</sup>), siempre que se den unas condiciones óptimas de contracción y velocidad. Por estos motivos, la evolución primó la movilidad de las extremidades a la eficiencia de carga, lo cual tiene sus ventajas para, por ejemplo, desplazarse para buscar alimento o huir de depredadores.

Como ya hemos comentado, la biomecánica está detrás de muchos de los avances tecnológicos y de los estudios ergonómicos que se realizan para paliar discapacidades y mejorar el rendimiento o la seguridad de actividades cotidianas. Lógicamente, en la vida real los modelos biomecánicos son más completos que los reseñados aquí, pero el fundamento básico se sustenta en los principios físicos mostrados.

Los estudios biomecánicos son hoy día cruciales en la práctica deportiva de alta competición. No solo se aplican para mejorar el rendimiento deportivo, sino también para evitar que el deportista incurra en una mala técnica que le provoque lesiones o una dolencia crónica, especialmente en deportes que involucran movimientos cíclicos y prolongados, como por ejemplo remo, piragüismo, ciclismo o atletismo.

## EL GATO EN CAÍDA LIBRE Y OTRAS APARENTES CONTRADICCIONES

Mediante principios biomecánicos se pueden explicar algunas contradicciones aparentes que observamos con frecuencia, como ocurre en algunos casos de cuerpos en rotación. Anteriormente dijimos que una palanca se equilibra si se igualan tanto la fuerza resultante como el par de fuerzas (o torque) resultante sobre la misma. En realidad, cualquier objeto sometido a un conjunto de fuerzas que cumplan ambas premisas mantendrá su velocidad y *momento angular* constantes, de acuerdo con las leyes de Newton. Para un objeto que gira alrededor de un eje fijo, el momento angular, que se suele representar como  $L$ , depende de la velocidad angular,  $\omega$ , y, de nuevo, *el momento de inercia del objeto alrededor de dicho eje,  $I$* , mediante la relación  $L = I\omega$ . A su vez, la velocidad angular es directamente proporcional a la frecuencia de giro ( $f$ ) mediante la expresión  $\omega = 2\pi f$ .

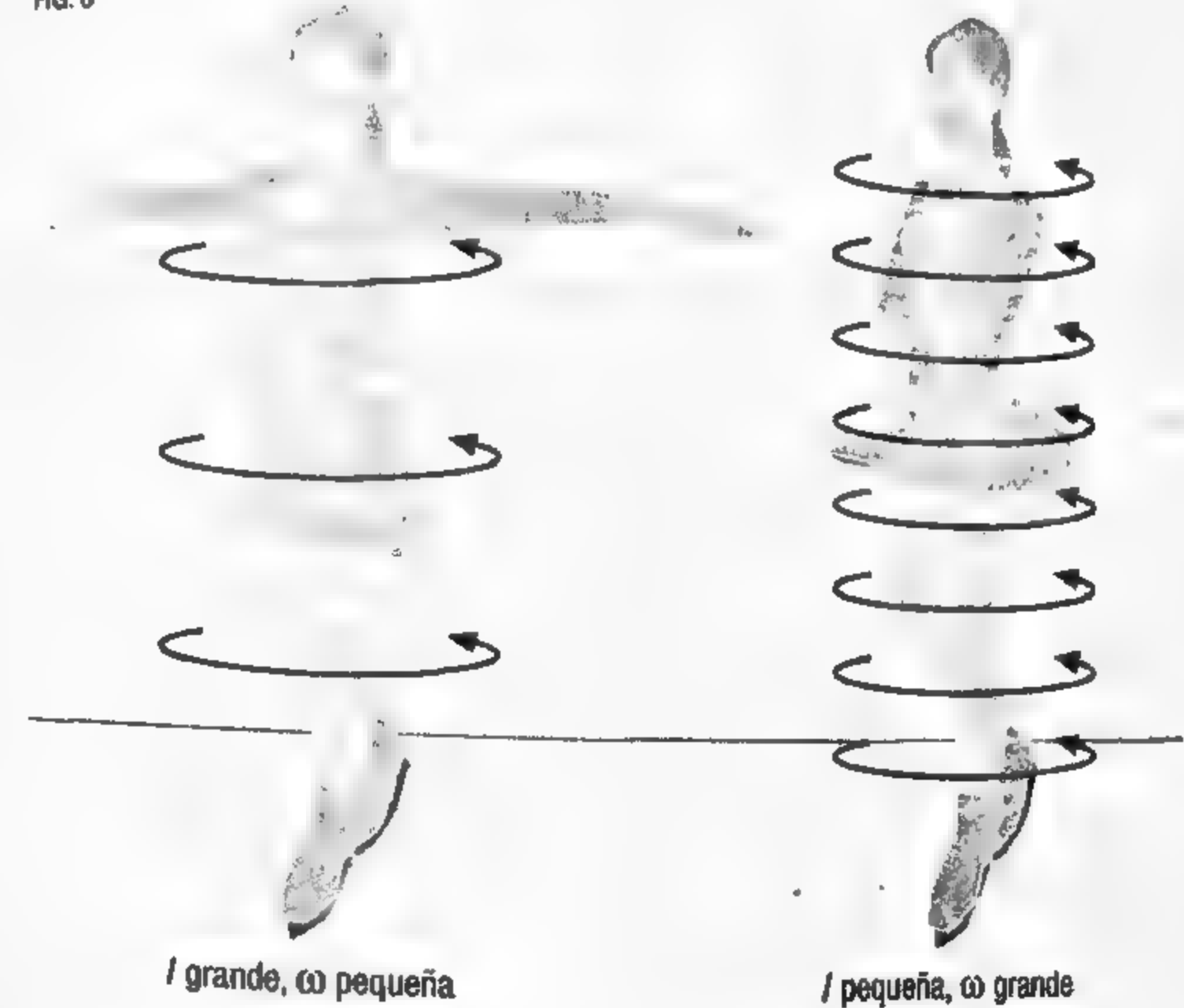
¿Qué es el momento de inercia? Es una magnitud que, en dinámica rotacional, juega un papel análogo al de la masa en desplazamientos lineales. Es decir, mide el grado de resistencia que presenta un objeto al cambiar su estado de rotación, algo que solo puede suceder si se ejerce un torque sobre él. El momento de inercia depende de cómo se distribuye la masa del objeto respecto al eje de giro. Si consideramos constante su densidad, entonces el momento de inercia aumenta con el radio cuadrático medio de dicho objeto con respecto al eje de giro. Por ejemplo, si tomamos una varilla alargada en posición horizontal y la hacemos girar alrededor de un eje vertical, su momento de inercia es mayor cuando se gira tomándola por un extremo y menor cuando rota respecto a su punto medio.

Esta ley de conservación del momento angular se pone de manifiesto con bastante frecuencia. Uno de los casos más evidentes corresponde a los trucos de patinaje artístico sobre hielo. En las pruebas de competición se observa repetidamente cómo un patinador es capaz de aumentar su velocidad angular al acercar sus extremidades al tronco. Debido a que el hielo apenas produce fuerzas de rozamiento, sobre el patinador solo se ejercen dos fuerzas, la de su propio peso y la normal, con la que el suelo sos-

tiene al patinador y que compensa el peso. En posición vertical ambas no ejercen torque, por lo que el momento angular debe conservarse en todo momento. Si el patinador empieza un giro con los brazos extendidos y posteriormente los acerca al tronco, entonces su momento de inercia disminuirá y necesariamente su velocidad angular aumentará (figura 8).

Otro ejemplo un poco más complicado lo observamos en las pruebas de salto de trampolín. Todos nos quedamos fascinados viendo la combinación de saltos mortales, acompañados a veces de tirabuzones. ¿Cómo es posible que el saltador sea capaz de dar tantos giros diferentes, sin agarrarse a nada, en el poco más de un segundo que tarda en llegar al agua? De nuevo esa combinación de piruetas es producto de la conservación del momento

FIG. 8



Las únicas fuerzas que actúan sobre la patinadora son su peso y la normal que la cancela, que no generan torque. Al conservarse el momento angular, una flexión de las extremidades disminuye el momento de inercia y aumenta su velocidad angular.

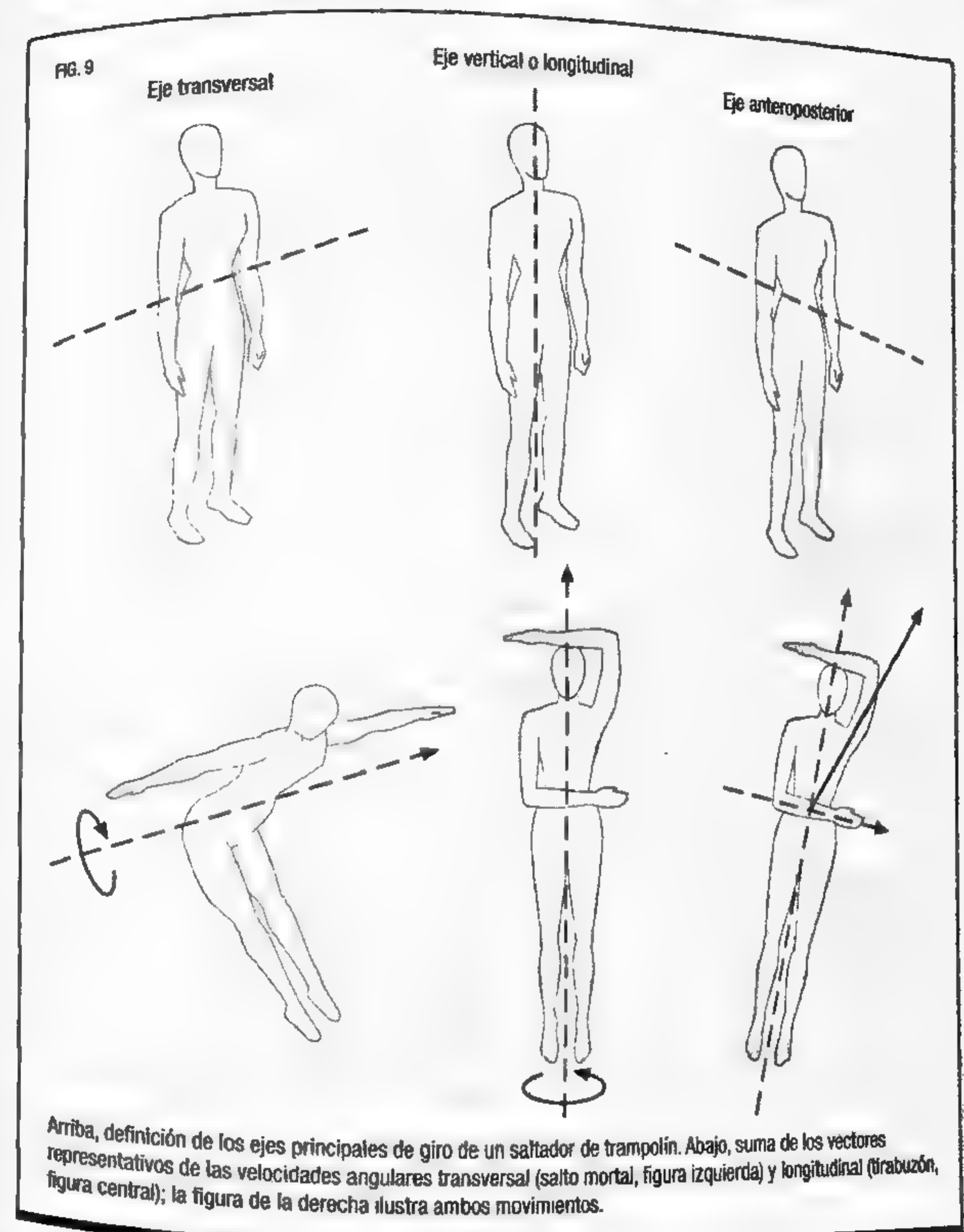
angular, acompañado de un poco de visión artística y, por supuesto, de una preparación física excelente.

En la figura 9 podemos ver los ejes de giros principales para una persona: el transversal (a través de la cintura, aproximadamente), el longitudinal (de la cabeza a los pies) y el anteroposterior (de atrás hacia delante, a la altura del ombligo, aproximadamente). En un salto, el nadador adquiere momento angular (al impulsarse en el borde del trampolín) que induce un giro sobre su eje transversal gracias al cual puede realizar los llamados «saltos mortales». La velocidad de giro la puede regular encogiendo o estirando sus extremidades, siguiendo el truco del patinador. Por eso, el saltador primero encoge el cuerpo (disminuye su momento de inercia) para aumentar su velocidad angular y completar las piruetas. Luego, antes de entrar al agua, estira sus extremidades (aumenta su momento de inercia) para que la velocidad angular se reduzca al máximo.

Sin embargo, los saltadores suelen realizar otros giros «en tirabuzón» alrededor de su eje longitudinal. ¿Cómo lo hacen si al saltar no imprimen un momento angular que induzca giros sobre dicho eje? En este caso el saltador en cuestión mueve de forma *asimétrica* sus brazos, de modo que su momento de inercia por el lado izquierdo es diferente al del lado derecho. Este movimiento de brazos induce una ligera inclinación, en sentido contrario, sobre el eje anteroposterior, que intenta cambiar ligeramente el momento angular. Entonces, para conservar el momento angular inicial debe aparecer un nuevo giro que compense este pequeño cambio, y ese es precisamente el tirabuzón alrededor del eje vertical. Si el saltador a continuación vuelve a reestablecer la posición inicial de sus brazos, la inclinación del cuerpo desaparece y, con ella, el giro en tirabuzón.

En definitiva, siempre y cuando nuestro propio vértigo nos lo permita, es posible imprimir giros ordenados incluso sin que existan fuerzas externas actuando sobre nosotros sin contradecir a la física. Ni siquiera la capacidad de los gatos de caer sobre sus patas va contra las leyes de la física, aunque lo parezca. Los gatos se apoyan precisamente en la conservación del momento angular y, por supuesto, en su tremenda agilidad, para ser capaces de darse la vuelta completamente en solo una fracción de segundo.

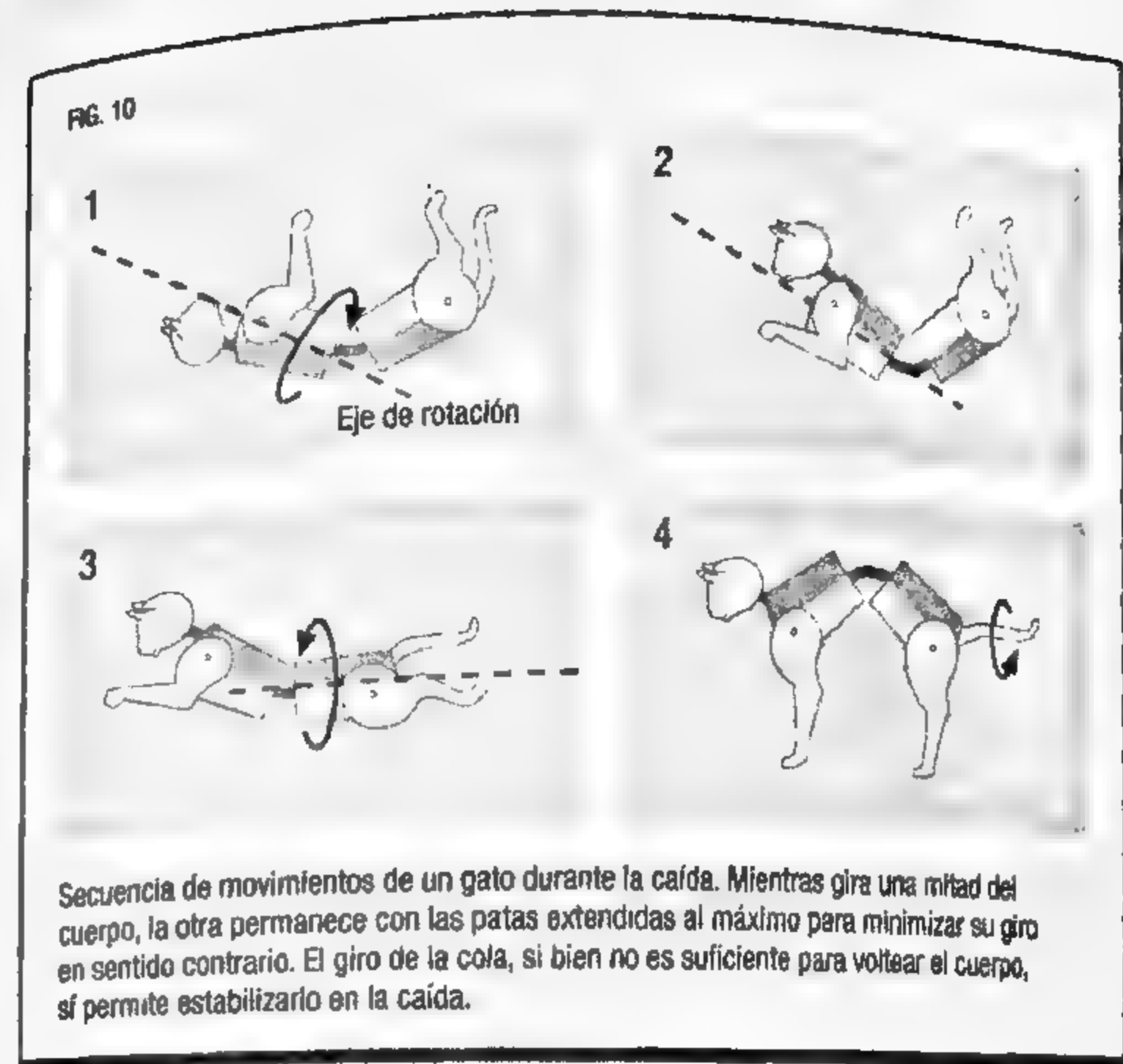
Si un gato cae boca arriba (desde una altura segura de alrededor del metro y medio) su momento angular total es nulo, ya que no se le imprime giro alguno. Durante la caída, que dura solo



unos 0,5 segundos, el gato realiza toda esta serie de movimientos (lo que para él constituye un acto reflejo) que puede completar en poco más de un cuarto de segundo (figura 10):

1. Arquea su columna vertebral, dotada de una movilidad extrema, para permitir que su parte delantera gire de forma independiente a su parte trasera.
2. Realiza el truco del patinador encogiendo sus patas delanteras para que esta parte del cuerpo gire rápidamente. Como el momento angular debe conservarse, esto provoca un giro contrario en la parte trasera de su cuerpo. Entonces, el gato estira sus patas traseras para minimizar en todo lo posible este giro en sentido contrario.
3. Una vez que sus patas delanteras ya apuntan hacia abajo, el gato las extiende para maximizar su momento de inercia y preparar la caída. Casi al mismo tiempo encoge sus patas traseras para girar rápidamente esta parte del cuerpo. Esto provocaría que su parte delantera volviese a girar en sentido contrario, pero como sus patas delanteras ya están estiradas, el giro de esta parte del cuerpo se minimiza al haber aumentado el momento de inercia. Esta etapa también suele acompañarse de un movimiento global del cuerpo, aprovechando que su espina dorsal está arqueada, lo que minimiza aún más el giro de la parte delantera.
4. Finalmente, estira todas sus patas para estabilizar su caída y amortiguar el impacto contra el suelo, flexionando al tiempo su espina dorsal.

El papel que juega el movimiento de la cola durante la caída es algo confuso, ya que se observa claramente que esta gira en sentido contrario con respecto al resto del cuerpo, por lo que se podría llegar a pensar que el gato se ayuda de su cola para darse la vuelta. Pero esta hipótesis falla porque la cola no tiene suficiente masa como para generar el momento angular necesari-



rio que compense el que generaría el resto del cuerpo rotando en sentido contrario. De hecho, una serie de experimentos en ingravidez pusieron de manifiesto que el giro de la cola no era suficiente para voltear el resto del cuerpo y que el gato perdía esta capacidad refleja al no existir una dirección de caída debido a la ingravidez. Entre otras cosas, estos experimentos se realizaron para que los astronautas controlasen sus giros en ausencia de gravedad mediante la imitación de este acto reflejo del gato. No obstante entre humanos y felinos hay grandes diferencias. La más evidente es que ellos son mucho más ágiles. Pero también hay otra relacionada con la diferencia entre el tamaño de una persona y el de un gato. Precisamente, de la influencia del tamaño de un ser vivo en determinadas facetas vamos a hablar a continuación.

## La importancia del tamaño

Si dividiéramos la masa de una ballena azul entre la del ser unicelular más pequeño conocido, el resultado sería cercano a un uno seguido de ¡veintiún ceros! La evolución ha permitido un sinfín de tamaños y formas en los seres vivos actuales. Las leyes de la física determinan las ventajas o inconvenientes de ser el más grande o el más pequeño en el ecosistema.

Es por todos sabido que los insectos y otros animales invertebrados tienen un tamaño muchísimo menor que el de los vertebrados, si bien entre estos últimos podemos encontrar grandes diferencias: desde una diminuta rana nativa de Papúa Nueva Guinea, de la especie *Paedophryne amauensis*, que fue descubierta en 2012 y que no llega a 8 mm de longitud —el tamaño de un guisante—, hasta la gigantesca ballena azul, que con sus casi 30 m de longitud y 170 toneladas (que es la masa de unas 2000 personas), es el animal más grande que existe actualmente en el planeta. No obstante, entre los que viven sobre tierra firme el premio se lo lleva el elefante africano, que puede llegar a medir 4 m de altura y pesar más de 7 toneladas. Estas enormes disparidades de tamaño entre las distintas especies del reino animal se dan de forma similar también entre los organismos vegetales.

Dado que existe tal variedad de envergadura entre los seres vivos de la Tierra, es lícito preguntarse cómo sería la vida de una persona si tuviese un tamaño muy distinto del nuestro. De hecho en *Los viajes de Gulliver*, de Jonathan Swift, publicado originalmente en 1726, el protagonista viaja primero a una peculiar isla, Liliput, en la que absolutamente todo es doce veces más

pequeño que en nuestro mundo, y posteriormente conoce a los gigantes seres de Brobdingnag, un extraño lugar en el que todos sus habitantes son justamente doce veces más grandes que nosotros. Aunque es una idea sugerente, lamentablemente podemos afirmar que, debido a lo que se conoce como *leyes de escala en los seres vivos*, la existencia de estos peculiares seres humanos en nuestro planeta es totalmente imposible. Veamos por qué.

## LÍMITES Y SEMEJANZA GEOMÉTRICA EN EL MUNDO REAL

Supongamos que tenemos un cubo cuya arista mide 1 m. El área de su base será entonces de  $1 \text{ m}^2$ , y su volumen, de  $1 \text{ m}^3$ . Si construimos otro cubo cuya arista mide, por ejemplo, 5 m, su área será de  $5^2 = 25 \text{ m}^2$ , mientras que su volumen es igual a  $5^3 = 125 \text{ m}^3$ . Si ambos cubos están hechos del mismo material, digamos que agua, deberán tener la misma densidad, lo que nos lleva a deducir que el de 5 m daría cabida a 125 toneladas de agua, mientras que en el cubo pequeño solo habría 1 tonelada. O sea que el cubo grande no es 5 veces más pesado que el de 1 m de arista, sino 125 veces más. Entonces ¿qué ocurre con la presión ejercida sobre la base de este cubo? Como la presión se obtiene dividiendo la fuerza aplicada sobre la superficie a la que se aplica dicha fuerza, llegamos a la conclusión de que la presión ejercida sobre la base del cubo grande es 5 veces mayor que la que corresponde al de menor tamaño.

Esta ley de escala ampliamente conocida es una *relación isométrica*, ya que surge de aplicar una transformación de semejanza a una forma geométrica determinada. Pues bien, estas y otras relaciones tienen consecuencias directas en cuanto al aumento indefinido de tamaño de los seres vivos, debido a que los materiales solo son capaces de soportar, sin romperse, hasta un valor límite de la fuerza que se aplica. En el caso de someter un material determinado a fuerzas de compresión, la magnitud relevante para evitar llegar a la rotura es la fuerza ejercida por unidad de área, o *esfuerzo de compresión*, cuya unidad de medida coinci-

de con la de presión (en el Sistema Internacional es el pascal, Pa). Cada material soporta esfuerzos sin romperse, hasta llegar a su valor característico y específico. Por ejemplo, un hueso coriente es capaz de aguantar, sin fracturarse, esfuerzos cercanos a los 200 megapascals (MPa), que es un valor que equivale a una carga de 2000 kg sobre  $1 \text{ cm}^2$  de superficie. Este límite de rotura es incluso un poco superior al que presenta el granito. No obstante, este se deforma menos que el hueso ante esfuerzos idénticos, pero aquí nos centraremos en los esfuerzos que provocan la rotura.

Cuando permanecemos de pie, nuestros tobillos sostienen todo nuestro peso, el cual se transmite en mayor proporción a través de las tibias, que tienen una sección transversal de unos  $3 \text{ cm}^2$  en su zona más estrecha. De acuerdo con lo anterior, nuestras tibias serían capaces de aguantar hasta 6 toneladas cada una en compresión. Esto en principio supone que la naturaleza nos habría dotado de un margen de seguridad enorme, ya que la masa media de una persona es de unos 70 kg. Sin embargo, en la realidad este margen de seguridad es mucho menor, puesto que al desplazarnos o al saltar los esfuerzos sometidos sobre los huesos no solo son de compresión (también pueden ser de torsión, tracción, etc.) y alcanzan valores instantáneos entre unos 50 y 100 MPa, por lo que el factor real de seguridad ante rotura de huesos está entre 2 y 5. Es más, nuestras piernas se romperían tras un salto de menos de 1 m si fuesen completamente rígidas, sin articulaciones ni cartílagos que amortiguaran el golpe. Del mismo modo, también nuestras vértebras lumbares presentan un límite fisiológico más restringido, en torno a los 360 kg, que es importante tener en cuenta.

En base a ello, vamos ahora a construir un ser humano del tamaño de un gigante de Brobdingnag, por lo que multiplicaremos por 12 el tamaño de todos nuestros órganos. En este caso, las áreas transversales de los huesos crecerían un factor  $12^2 = 144$ , mientras que el peso se multiplicaría por un factor  $12^3 = 1728$ , lo

Sin duda están en lo cierto los filósofos cuando nos dicen que nada es grande ni pequeño sino por comparación.

LOS VIAJES DE GULLIVER, DE JONATHAN SWIFT

que quiere decir que un gigante de tamaño medio superaría las 120 toneladas, muy cerca del peso de una ballena azul. Como las fuerzas de impacto ligadas al movimiento son proporcionales al peso del individuo, podemos deducir que los huesos del gigante soportarían esfuerzos y presiones 12 veces mayores (resultado de 1728 entre 144) que los de una persona normal. Esto implica que los huesos de los gigantes estarían rompiéndose continuamente, puesto que ahora los esfuerzos llegarían a los 1200 MPa, valor que supera ampliamente el valor de esfuerzo máximo ante rotura. Es más, ya hemos dicho que la fuerza que puede desarrollar un músculo esquelético es proporcional al área de su sección transversal. Entonces, aunque la fuerza del gigante es 144 veces mayor que la de Gulliver, su peso es 1728 veces mayor, por lo que su relación fuerza/peso es también una docena de veces menor que la de Gulliver. Es decir que la musculatura del gigante tendría que trabajar como si soportásemos 11 personas sobre nosotros mismos, lo cual implicaría la rotura de la columna vertebral. Así las cosas, los gigantes de Brobdingnag no pueden existir. Una triste prueba de lo explicado ocurre cuando una ballena azul se queda varada en la playa tras una bajada inesperada del nivel del mar. Debido a sus 170 toneladas, cuando desaparece el empuje proporcionado por el agua, estos cetáceos mueren aplastados por su propio peso. Por este motivo, los animales terrestres tienen una limitación más estricta en cuanto a tamaño y peso con respecto a los acuáticos.

## EL TAMAÑO Y LA FORMA DEL ESQUELETO: RELACIONES ALOMÉTRICAS

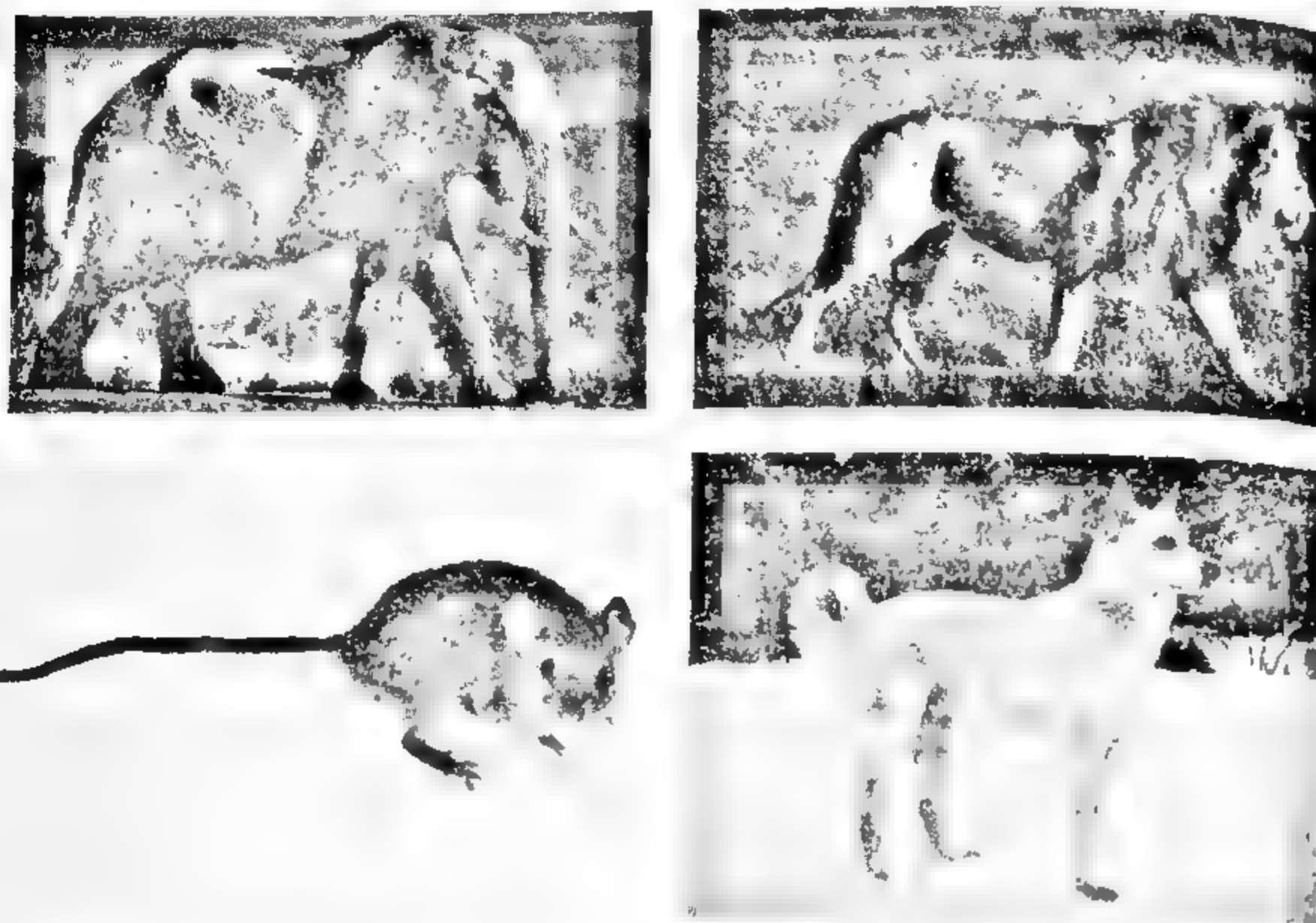
Aunque el esqueleto de un animal vertebrado difiere con respecto al de otro vertebrado de otra especie en cuanto a estructura, los elementos químicos de los que se componen los huesos son muy similares en todos los casos. Generalmente, un hueso consiste en una estructura en la que se entrelazan filamentos de colágeno, que es una proteína, con sustancias minerales, fundamentalmente sales de calcio. Esta composición es la clave de la alta resis-

cia ante la rotura de los huesos. Por un lado, las sales de calcio aportan dureza al hueso, mientras que el colágeno, que presenta una elevada elasticidad, dificulta la propagación de grietas, en caso de producirse alguna. De hecho, su estructura es análoga a la del hormigón armado, en la que el cemento hace el papel de las sales de calcio, y la estructura de acero hace de estabilizador, una función similar a la del colágeno en el hueso, sobre todo para esfuerzos de tracción. Por lo tanto, los huesos de los animales vertebrados presentan resistencias mecánicas similares entre sí.

Puesto que el límite máximo, en cuanto a esfuerzos aplicados sobre los huesos, presenta un valor parecido para todos los animales terrestres, aquellos que son mayores que nosotros, como el elefante o el rinoceronte, deberán tener unos huesos cuya área transversal sea lo suficientemente grande como para soportar su propio peso, especialmente en sus patas. O sea, si el peso de un elefante es unas 100 veces superior al de una persona, entonces la sección transversal de los huesos de sus extremidades deberá ser 100 veces mayor que la de los nuestros para volver a los márgenes de seguridad presentes en los seres humanos. Se deduce entonces que *el área transversal de los huesos de las extremidades debe ser proporcional a la masa*. O bien, si consideramos que dicha área es proporcional al cuadrado del diámetro del hueso (si fuese perfectamente circular, entonces  $\text{área} = \pi \times \text{radio}^2$ ), llegamos a la conclusión de que *el diámetro de los huesos es proporcional a la raíz cuadrada de la masa*, es decir,  $d \propto M^{1/2}$ . Esta ley de proporcionalidad se conoce como *semejanza estática*, y no corresponde con una transformación de semejanza *geométrica*, en cuyo caso  $d \propto M^{1/3}$  y los esfuerzos sufridos por los huesos crecerían con la raíz cúbica de la masa. Por este motivo, el grosor relativo de las patas de un elefante es mayor que las de un león, al tiempo que las de este son más robustas que las de un perro labrador, y las de un ratón son mucho menos macizas, en relación a su tamaño (figura 1).

Que el diámetro de los huesos sea proporcional a la raíz cuadrada de la masa del animal es una ley *alométrica* que se verifica para animales con masas superiores a 500 kg. Sin embargo, para animales más pequeños, la relación alométrica que se sigue es

FIG. 1



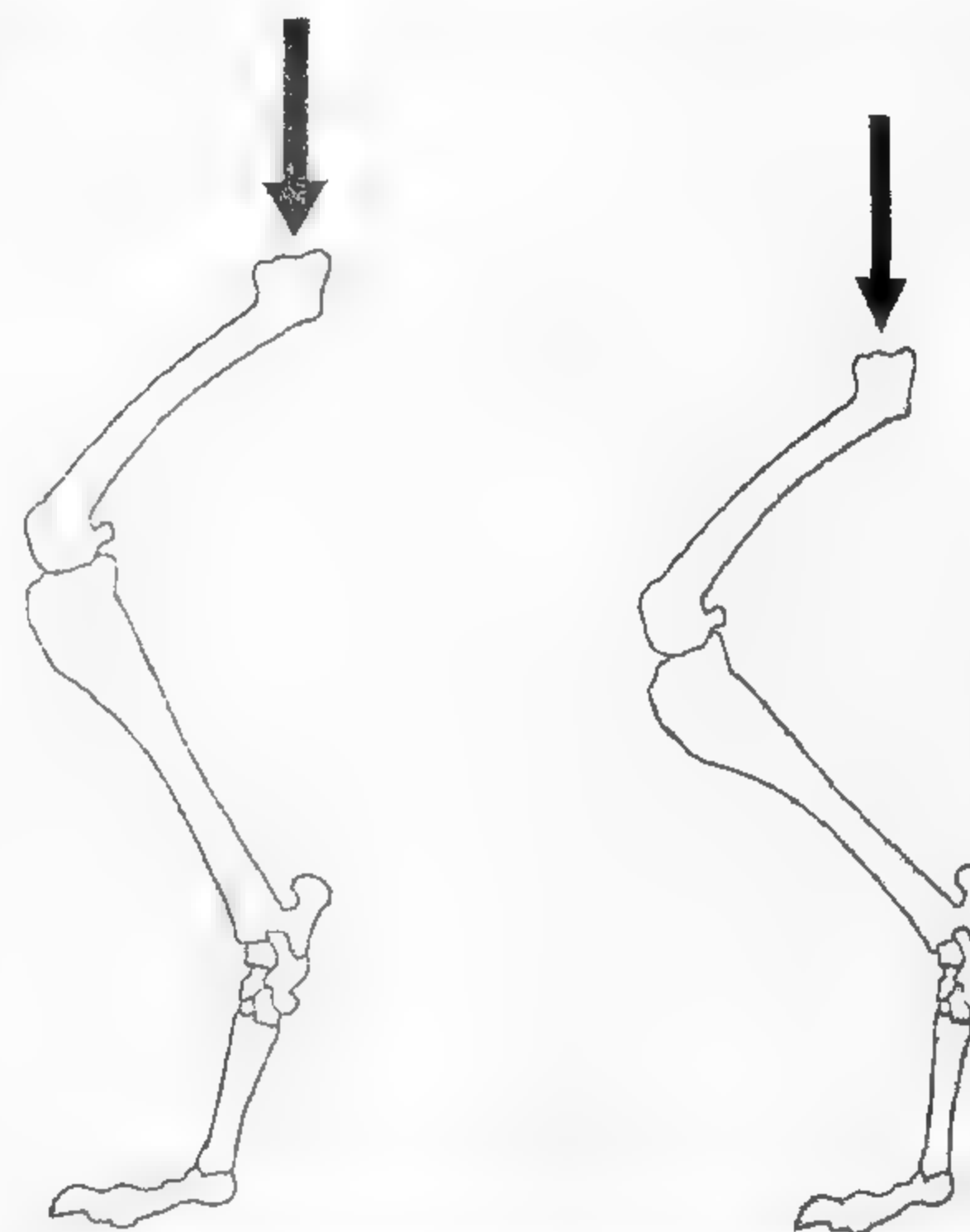
Si observamos detenidamente a animales de distinto tamaño, es fácil percibir cómo el grosor de sus extremidades aumenta a medida que lo hace el peso del animal. Si el ratón tuviese el mismo tamaño que un elefante, no podría sostenerse sobre sus patas.

un poco diferente. Una explicación de esto también se observa en la figura 1, y está relacionada con la verticalidad de las patas. En esa figura se puede observar que, a medida que el tamaño del animal aumenta, las patas van ganando en verticalidad. ¿Por qué ocurre esto? La respuesta está en que los huesos no solo deben cumplir la misión de sostén estático del cuerpo, sino que además deben ser resistentes a flexiones y esfuerzos producidos por el propio desplazamiento del animal. De ello se deriva la *ley de semejanza elástica*.

Cuando un animal se desplaza en carrera, sus patas se flexionan de acuerdo con la figura 2. En dicha posición el peso del cuerpo ejerce un torque que tiende a flexionar aún más la articulación, en este caso la rodilla. Lógicamente, la acción muscular

(en este caso los cuádriceps) contrarresta ese torque para evitar el derrumbamiento sobre sus patas. No obstante, la aplicación de este tipo de fuerzas y las respectivas fuerzas de reacción en las articulaciones pueden generar ligeras deformaciones conocidas como *pandeos*. Sin entrar en detalles se puede demostrar que, si queremos mantener constante la magnitud de los esfuerzos generados sobre un objeto de forma cilíndrica (como la mayoría de los huesos), al aumentar el tamaño del animal los huesos deben seguir una doble relación alométrica: por un lado, el diámetro de la base debe aumentar de forma proporcional a la altura del cilindro elevada a  $3/2$ ; por otro, la altura del cilindro

FIG. 2



Posición de las extremidades traseras de un animal cuadrúpedo de tamaño mediano. El peso recae sobre la cabeza del fémur, generando un torque que tiende a flexionar aún más la extremidad.

debe escalar de forma proporcional a la masa elevada a  $1/4$ . La combinación de ambas da como resultado la siguiente relación alométrica que constituye la *semejanza elástica*:  $d \propto M^{1/4}$ .

Este exponente es menor que el que se necesita para asegurar que el esfuerzo máximo producido sobre los huesos no aumente con la masa del animal (que era igual a  $1/2$ ). En consecuencia, para unas extremidades que tengan una inclinación y una orientación fijadas, el esfuerzo aplicado sobre los huesos aumentará con la masa. Para evitarlo, la disposición de las patas ganará en verticalidad para especies animales más grandes, tal y como se observa en la naturaleza. Lógicamente, una vez alcanzado el tamaño para el cual las patas son completamente verticales, el diámetro de los huesos debe escalar de acuerdo con la semejanza estática ( $d \propto M^{1/2}$ ).

Naturalmente, el robustecimiento de los huesos es energéticamente más costoso si se sigue la semejanza estática que si se sigue la semejanza elástica; en esta última el aumento de diámetro de los huesos es menor, por lo que requiere una producción menor de masa ósea. Es más, la semejanza elástica deja de seguirse para pequeños animales con masa por debajo de los 100 g. En estos casos el esfuerzo máximo sobre los huesos deja de ser un problema, pero si se mantiene la ley de semejanza elástica los huesos de estas especies terminarían siendo muy pequeños, con la consecuente fragilidad. Por este motivo, por debajo de los 100 g se observa que el esqueleto escala en paralelo a la masa del animal de acuerdo con la *semejanza geométrica*.

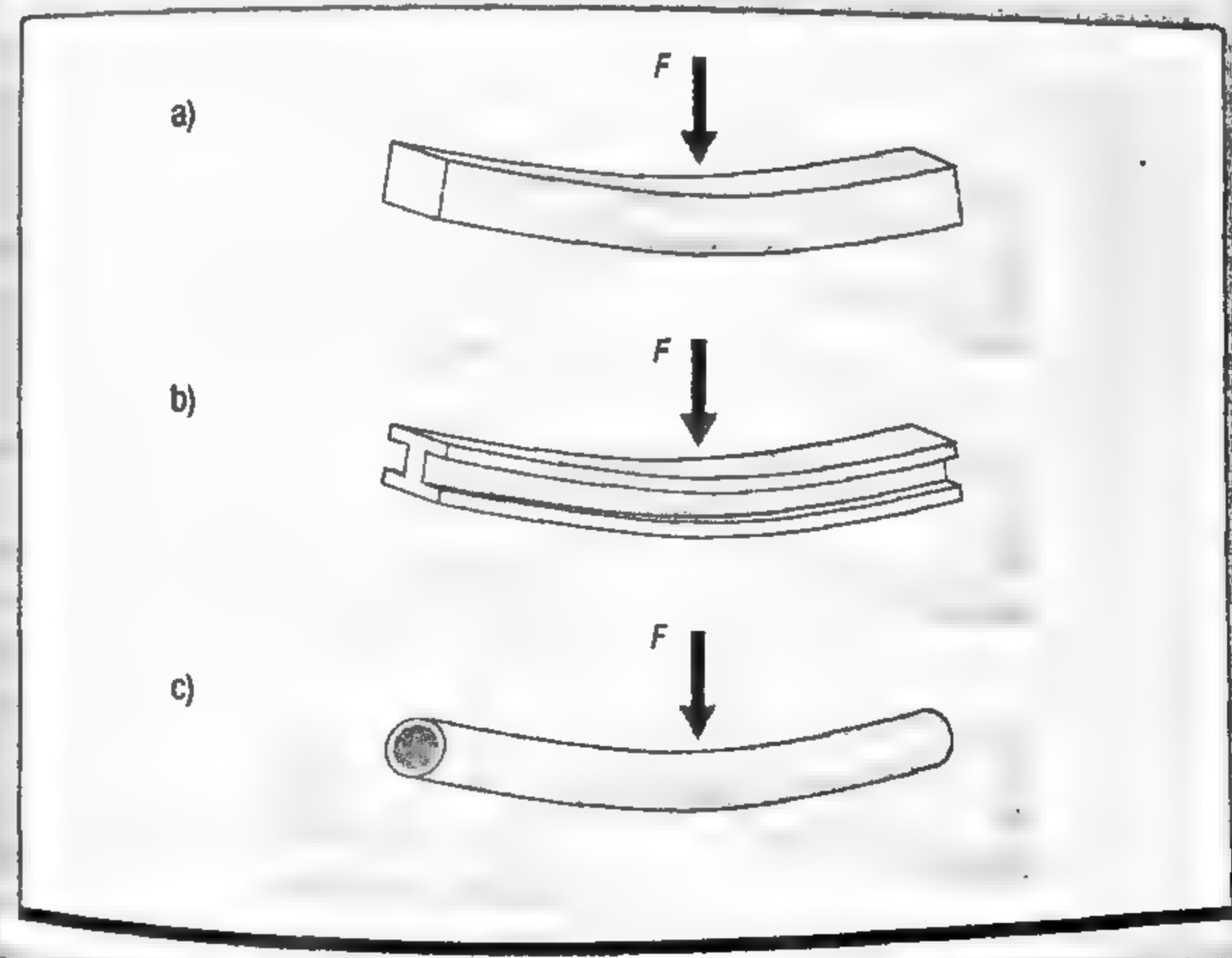
En resumen, con respecto a la robustez del esqueleto en animales vertebrados, se observan tres regímenes de escalamiento del diámetro de los huesos con respecto a la masa. Si el animal es muy pequeño (inferior a 100 g), entonces se escala según la semejanza geométrica y  $d \propto M^{1/3}$ ; en estos casos el principal problema es asegurar la rigidez del esqueleto. Para animales medianos (hasta unos 300 o 500 kg), la variación del diámetro sigue una ley de semejanza elástica, de modo que el exponente de la masa es igual a  $3/8 = 0,375$ ; esto provocaría un aumento de los esfuerzos con la masa si no se compensase adquiriendo una disposición más vertical de las patas a medida que la masa del

## EL INTERIOR HUECO DE LOS HUESOS

El diseño en «doble T» de las vigas de acero usadas en la construcción no es fruto de la casualidad: esta solución se propuso a finales del siglo xx para resolver el problema de la minimización del volumen de acero usado sin perder rigidez ante los esfuerzos de flexión. Sus ventajas son evidentes: se abarata el coste de producción y, además, disminuye la masa de la propia viga y hace la estructura del edificio más liviana. Como respuesta a un esfuerzo de flexión vertical hacia abajo, la viga se «comba» de manera que la superficie superior se contrae y la inferior se estira para realizar el trabajo mecánico que contrarresta el esfuerzo aplicado. Lógicamente, en la zona intermedia existe una «superficie neutra» que no sufre deformación (figura a). Por lo tanto, si quitamos volumen de esta zona (figura b), la resistencia de flexión de la viga apenas debe disminuir, tal y como corroboran cálculos más detallados.

## Masa mínima, resistencia máxima

En los vertebrados, el armazón es el endoesqueleto y, curiosamente, la naturaleza también ha resuelto el problema de minimizar la masa ósea sin perder resistencia ante flexiones, llegando a una solución similar. La diferencia está en que, dado que los huesos tienen una forma más o menos cilíndrica, el diseño en doble T no es válido, sino que en esta geometría la solución consiste en eliminar la parte central del cilindro, de modo que los huesos estén huecos por dentro (figura c). Este diseño es llevado al extremo por las aves para facilitar su capacidad de volar.



animal aumenta. Finalmente, para animales muy pesados, por encima de los 500 kg, el exponente que acompaña a la masa es 0,5, tal y como corresponde a la ley de semejanza estática.

### ¿DE VERDAD ES TAN FUERTE UNA HORMIGA?

Todo el mundo ha visto alguna vez a una hormiga transportar un objeto más pesado que ella misma, de ahí que estos insectos se hayan ganado la fama de ser animales «fuertes». Sin embargo, bajo el prisma de las leyes de escala alométrica a las que están sujetos los seres vivos, cabe preguntarse: ¿son las hormigas realmente tan robustas o es que saben aprovechar las ventajas de poseer un cuerpo pequeño?

Ya hemos comentado que la fuerza que puede desarrollar un músculo esquelético es proporcional al área de su sección transversal (un ejemplo muy claro lo tenemos en los culturistas). Por lo tanto, si nuestro cuerpo disminuyese un factor diez, entonces nuestra fuerza se dividiría por cien y nuestro peso sería mil veces menor. De este modo, la relación entre la fuerza y el peso aumentaría en un factor 10.

En vista de lo anterior, para determinar si una hormiga es o no un animal tan fuerte, lo más conveniente sería compararla con otros animales en igualdad de tamaño. Dado que una hormiga es capaz de levantar tres veces su peso, y mide aproximadamente 1 cm de longitud, ¿qué ocurriría si midiese 1,5 m de longitud? Pues en ese caso solo sería capaz de levantar  $3/150 = 0,02$  veces su peso, o sea, un mísero 2% de su peso corporal. Es como si una persona de 70 kg no fuese capaz de levantar una pesa de 2 kg. En definitiva, las hormigas no poseen realmente una estructura fuerte; debido a su pequeño tamaño, no la necesitan. En cambio, si creciesen en altura manteniendo sus proporciones, tendrían serios problemas para cargar peso.

Del mismo modo, y aunque se trate de un personaje ficticio, también podemos deducir por qué el popular David el Gnomo decía ser siete veces más fuerte que nosotros: simplemente aprovechaba que su minúscula altura (de alrededor de unos 15 cm)

le dotaba de una mayor relación fuerza-peso. No obstante, si damos ese dato por bueno, su altura no era siete veces menor que la de un hombre promedio, sino unas 10 veces menor. Por lo tanto, en realidad David el Gnomo no poseía una fuerza tan desconunal... más bien tendría que cuidar un poco su forma física.

En cuanto a los grandes animales, hay datos que prueban que los elefantes africanos son capaces de cargar hasta un 25% de su peso que, recordemos, superaba las 7 toneladas. Imaginemos que miniaturizamos un elefante adulto, de unos 3 o 4 m de altura, hasta que presente las dimensiones de una hormiga, lo que implica un factor de reducción de tamaño igual a 400. En base a lo que hemos deducido, este elefante pequeño como una hormiga sería capaz de cargar  $0,25 \times 400 = 100$  veces su propio peso. Por lo tanto, sería mucho más fuerte que una hormiga. Naturalmente, su estructura corporal es mucho más robusta que la del insecto y está mucho más preparada para soportar cargas (como su elevado peso); de ahí su mayor fuerza a igualdad de tamaño.

Cabe preguntarse por qué, entonces, la fuerza relativa a su peso de un niño es menor que la de un adulto. La respuesta es muy evidente: un niño no es una copia semejante de un adulto, ya que durante el crecimiento cambian, entre otras cosas, las proporciones relativas de sus extremidades con respecto a su cuerpo y el porcentaje de masa muscular, de ahí que no surja esta relación de semejanza. Sin embargo, cuando comparamos adultos de distintos pesos sí volvemos a encontrar, de forma aproximada, la ley alométrica predicha. Un ejemplo muy claro lo tenemos al comparar los récords mundiales actuales de halterofilia. En el récord mundial de peso combinado (que consiste en sumar la masa levantada en dos modalidades diferentes en una misma competición), se aprecia claramente que para pesos ligeros (por debajo de 80 kg, aproximadamente) los diferentes récords mundiales siguen la predicción teórica. Sin embargo, para las categorías más pesadas, los récords mundiales se desvían de la predicción realizada. Parece que esto se debe a que para masas corporales ligeras la diferencia de peso viene dada principalmente por un cambio de altura del individuo, de ahí que se cumpla casi escrupulosamente la predicción teórica. Sin em-

bargo, con masas corporales mayores, quizá otros aspectos del cuerpo humano, como la complexión o el porcentaje de grasa corporal, influyan en el peso que estos atletas son capaces de levantar, de manera que sus marcas se apartan de la predicción. En cualquier caso, es muy llamativo cómo se reproduce esta ley alométrica en esta disciplina deportiva.

## EL ADULTO, PASEANDO, Y EL NIÑO, CORRIENDO

A menudo presenciamos hechos en los que las leyes alométricas relacionadas con el tamaño se manifiestan de forma clara. Por ejemplo, cuando un padre o una madre lleva a sus hijos pequeños al colegio un poco más tarde de lo aconsejable y el adulto comienza a andar a un paso apresurado, tirando de la mano del niño, el cual, como no puede caminar al paso de su progenitor, empieza a correr. También es frecuente observar a una persona dando un paseo con un perro pequeño sujeto con una correa, una situación en la que podemos apreciar que la cadencia de paso del can es bastante mayor que la de la persona.

Resulta que en ambos casos estamos percibiendo la manifestación de una relación alométrica relacionada con la transición de la marcha a la carrera, que ya hemos comentado. Si recordamos el resultado, se estableció que la velocidad de marcha a la cual se hacía necesario empezar a correr era aproximadamente igual a  $\sqrt{l \times g}$ , donde  $l$  es la longitud de la pierna, y  $g$ , la aceleración de la gravedad. Por lo tanto, la velocidad de transición marcha-carrera sigue otra ley alométrica. En este caso, dicho valor es proporcional a la raíz cuadrada de la longitud de la pierna. En el caso del niño que pasea junto a un adulto, como el primero tiene las extremidades más cortas, su velocidad máxima de marcha es menor. Por ello, a determinadas velocidades deberá correr si quiere ir al mismo ritmo que el adulto, que avanzará solo caminando.

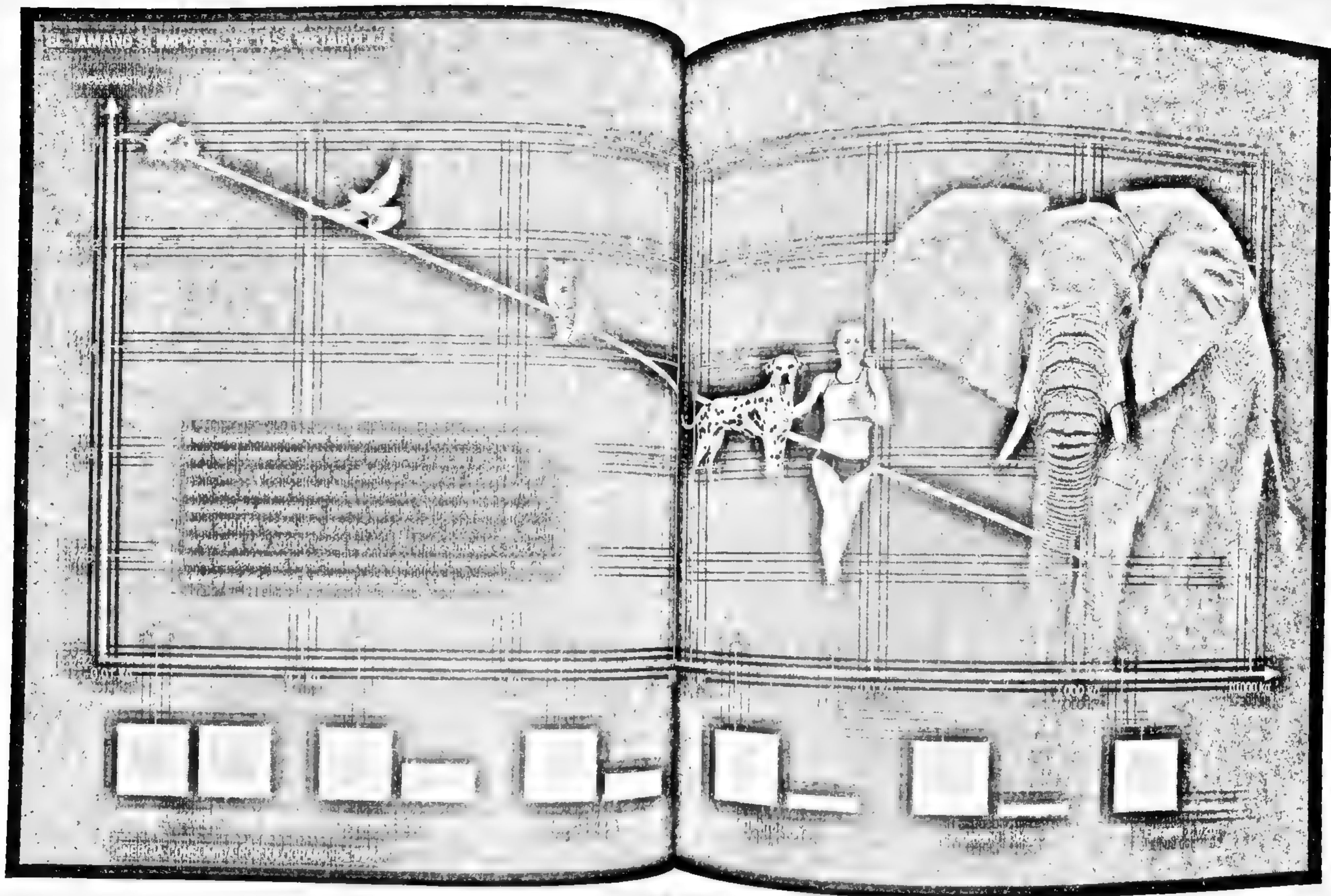
En cuanto al rápido movimiento que realizan las patas de un perro pequeño mientras camina, también se puede explicar mediante una relación alométrica. Recordemos que el periodo natural de oscilación de un cilindro (que en este caso representa

nuestras piernas o las patas del animal) es proporcional, también, a la raíz cuadrada de su longitud. Por lo tanto, si para un adulto cuyas piernas miden 90 cm el periodo de oscilación natural es de 1,55 segundos, para un pequeño terrier cuyas patas midan 10 cm, su periodo de oscilación será 3 veces menor (0,5 segundos aproximadamente). Por consiguiente, siempre y cuando no traspasemos la velocidad umbral a la que la mascota debería empezar a trotar, su cadencia de paso será mucho mayor que la de su amo.

## EL COSTE ENERGÉTICO DE LA VIDA

Todos los seres vivos necesitan consumir energía para mantenerse con vida. El funcionamiento de todos los órganos, el bombeo continuo de fluidos, la propia respiración, etc., implica un coste energético que debe ser adquirido mediante recursos externos. Los animales obtienen la energía necesaria a través del alimento, de donde extraen los nutrientes mediante reacciones químicas en las que el aporte de oxígeno juega un papel fundamental. En el reino vegetal, en cambio, la nutrición se realiza mediante la fotosíntesis y la absorción de sales minerales. Pero en todos los casos es indispensable la intervención de un conjunto de reacciones químicas que permitan liberar los nutrientes contenidos en los alimentos, de manera que se transformen en fuentes de energía asimilables por el organismo. A este conjunto de procesos químicos se lo conoce como *metabolismo*. Por lo tanto, cada organismo necesita un nivel mínimo de consumo energético por unidad de tiempo para seguir viviendo, lo que se define como *tasa metabólica basal* (TMB) o, simplemente, *metabolismo basal*. Esta magnitud tiene dimensiones de potencia (energía dividida por intervalo de tiempo) y para los seres vivos suele calcularse en vatios (W) o bien en kilojulios por hora (kJ/h) o por día (kJ/día); también el uso de las kilocalorías es común, en lugar del kilojulio, que es la unidad del Sistema Internacional.

Una vez obtenido el alimento suficiente, la capacidad que un ser vivo tiene de extraer energía del mismo es, en principio,



proporcional a su volumen, ya que la asimilación de nutrientes ocurre en todas las células vivas del organismo. En el metabolismo se libera energía en forma de calor, el cual debe disiparse de algún modo o el organismo moriría asfixiado. Nuestra propia experiencia nos indica que el calor que el organismo pierde es directamente proporcional a la superficie de nuestro cuerpo, de ahí que en ambientes fríos sea tan importante minimizar la superficie en contacto con el exterior. Por lo tanto, cabe pensar que nuestra actividad metabólica basal debe ser, más o menos, directamente proporcional a la superficie de nuestro cuerpo (véase la imagen de las págs. 58-59). Como la superficie es una magnitud que crece con el cuadrado de las dimensiones lineales típicas del ser vivo, mientras que el volumen y la masa crecen como una función de dichas dimensiones al cubo, entonces cabe pensar que la TMB para una familia de seres vivos determinada debe ser proporcional a la masa total elevada a  $2/3$ .

No obstante, si se sabe que el tamaño de las células no varía demasiado entre un ser vivo grande y otro pequeño, de modo que los primeros, en general, poseen un mayor número de células en su organismo, sería lícito pensar que la actividad metabólica *específica*, o sea, por unidad de masa, no debería variar demasiado entre seres vivos del mismo grupo (por ejemplo, entre los mamíferos terrestres). Pero este razonamiento contradice el párrafo anterior, puesto que en este caso la TMB sería proporcional a la masa corporal. Si ello fuese así, no podrían existir animales de tamaños tan dispares como un ratón o un elefante, ya que, o bien los primeros disiparían demasiado calor a través de su superficie y morirían de hipotermia, o bien los elefantes morirían asfixiados, o incrementarían su superficie de manera que su cuerpo pareciera un radiador. Como ninguna de las dos cosas ocurre, esta hipótesis no puede ser cierta, por lo que necesariamente la TMB específica debe disminuir con la masa corporal.

Ya en el siglo XIX se estudió el metabolismo de los mamíferos en función de su tamaño, puesto que mediante el estudio del comportamiento y la actividad de mamíferos de diferentes tamaños resultaba evidente que la TMB específica debía disminuir a medida que la masa del mamífero aumentaba. No obstante, la

obtención experimental de la energía consumida por día es una tarea complicada, no en vano el movimiento implica un gasto extra de energía en el caso de los animales, así como la propia digestión de los alimentos. Generalmente, y esto funciona para organismos aerobios, se lleva a cabo la equivalencia de que por cada mililitro de oxígeno inhalado se obtienen unos 20 J de energía, aunque esta equivalencia es muchas veces un valor aproximado. Además, es difícil conseguir una medida de la energía consumida por distintas especies en unas condiciones equivalentes. Todo ello, por lo tanto, provoca que las incertidumbres asociadas a estas medidas sean relativamente amplias.

De cualquier modo, incluso con dichas aproximaciones, ya a finales del siglo XIX estaba muy claro que la TMB crecía más lentamente que la masa del animal. Fue el fisiólogo alemán Max Rubner (1854-1932) quien propuso la ley alométrica del metabolismo basada en la superficie, en la que la TMB seguía una ley de proporcionalidad con la masa proporcional a  $M^{2/3}$ , por lo que la TMB específica era proporcional a  $M^{-1/3}$ . Esta ley alométrica, por cierto, pone en entredicho la viabilidad de seres como los liliputienses, puesto que en su mundo doce veces disminuido, estos tendrían una TMB específica mayor en un factor  $\sqrt[3]{12} = 2,29$ , por lo que su estómago debería ser capaz de digerir, en proporción a su tamaño, más del doble de la comida que nosotros ingerimos normalmente.

### La ley de Kleiber

En 1932, Max Kleiber (1893-1976), un químico suizo que trabajaba en la Universidad de California en Davis (UCD), desarrolló una ley alométrica empírica a través del estudio de la TMB medida en mamíferos terrestres de muy diferentes tamaños, y se encontró con la sorpresa de que esta no era proporcional a  $M^{2/3}$ , sino más bien a  $M^{3/4}$ . Lógicamente, este resultado generó un amplio debate que impulsó el estudio de la TMB en otros grandes grupos de organismos, como los unicelulares, los animales ectotermos (de sangre fría) o las aves. De ello se dedujo que, aunque

la TMB variaba ostensiblemente entre un grupo y otro, dentro de cada grupo se verificaba la ley empírica  $TMB \propto M^{3/4}$ .

Desde que se propuso esta ley de escala del metabolismo han surgido diversas teorías a favor y en contra del exponente  $3/4$  en la masa. Aunque en grandes grupos de seres vivos se cumple de

Todo lo que nos rodea depende de la escala. Es algo que forma parte del tejido del universo.

Geoffrey B. West

manera aproximada, lo cierto es que las causas de la aparición de este exponente, en lugar del valor más intuitivo de  $2/3$ , no han podido ser desveladas hasta la fecha. Por el momento no ha sido posible presentar una teoría completa que justifique la dependencia con  $M^{3/4}$ . Una de las teorías más conocidas, propuesta a finales de la década de 1990 por tres investigadores, el británico Geoffrey B. West y los estadounidenses James H. Brown y Brian J. Enquist, justifica esta dependencia basándose en la estructura *fractal* (de apariencia geométrica y relacionada con un modelo matemático) asociada a las redes de suministro energético en animales y plantas: los sistemas circulatorio y respiratorio en los primeros, la ramificación del sistema vascular en los segundos. Esta teoría, conocida como WBE por las iniciales de los tres investigadores que la presentaron, se apoya en las propiedades de los sistemas fractales para justificar la dependencia con  $M^{3/4}$  de la tasa metabólica. Sin embargo, hay excepciones que no se ajustan a dicho planteamiento, por lo que no ofrece una explicación completa para todos los casos. Al menos, el uso de un principio común para explicar esta ley alométrica en animales y plantas puede ser una señal de la universalidad de la ley de escala del metabolismo con respecto a la masa. En definitiva, dado que la ley de Kleiber tiene sus raíces en un ajuste estadístico, aún es objeto de controversia y el debate sigue abierto. Actualmente se siguen proponiendo modelos, de diversos grados de sofisticación, que confirman o rebaten la ley de Kleiber, lo cual demuestra que el consenso científico en este aspecto es complicado.

A pesar de la falta de acuerdo en cuanto a los principios que gobiernan la ley de escala del metabolismo en función del tamaño del organismo, la ley de Kleiber tiene aplicación práctica. Por

ejemplo, dada su relativa fiabilidad en mamíferos terrestres, se puede usar para calcular cuál es la dosis que debe recibir un ser humano de un fármaco determinado a partir de los datos obtenidos en experimentos con ratones. Otra manifestación curiosa de esta ley alométrica sucede tras el nacimiento de un bebé. Se ha comprobado que, en las últimas etapas de gestación de un feto, su consumo energético sigue el mismo ritmo que el de la madre, que, lógicamente, corresponde al de una persona adulta de unos 60 o 70 kg de peso. Sin embargo, una vez que el bebé ha nacido, su metabolismo se acelera rápidamente, de modo que en el lapso de un día ya alcanza el nivel que corresponde a su tamaño.

### La frecuencia respiratoria y cardíaca

Una vez puesto de manifiesto que la tasa metabólica específica de un animal disminuye con su tamaño, es interesante que nos preguntemos si dicha disminución se produce en algunos órganos concretos, o bien ocurre de manera global en todo el organismo. En el caso de los mamíferos terrestres, curiosamente se observa una dependencia análoga en cuanto a la obtención del combustible energético (sistema respiratorio) y al reparto de nutrientes por el organismo (sistema circulatorio).

En cuanto a la obtención de oxígeno, medidas realizadas en mamíferos demostraron que la capacidad pulmonar del animal era una función prácticamente proporcional a la masa corporal. O sea, el tamaño de los pulmones crece en proporción isométrica con el volumen del animal. Además, dado que los tejidos pulmonares son similares para todos los mamíferos, su eficiencia de extracción de oxígeno es similar (casi un 5% del volumen de aire inspirado). Como consecuencia de ello, el volumen de aire respirado por cada inhalación también es una magnitud que crece isométricamente con el tamaño del animal. Lo que, efectivamente, se desvía de la relación isométrica es el número de inhalaciones que se realiza por minuto. En concreto, hay datos que indican que la frecuencia de inhalación es proporcional, precisamente, a  $M^{-1/4}$ . Si multiplicamos el oxígeno que se asimila en una inhalación (pro-

## EL GRAN CORAZÓN DE LA MUSARAÑA Y EL COLIBRÍ

El mamífero más pequeño que se conoce es el musgaño enano (*Suncus etruscus*), con apenas 2 g de masa corporal e incluso menos. Por su minúsculo tamaño, su tasa metabólica es tal que esta musaraña necesita comer casi 3 g al día, o sea, una cantidad que supera a la de su propia masa corporal. Debido a su alto metabolismo, su corazón debe trabajar a un ritmo difícil de imaginar. En concreto, el ritmo de latido del corazón de un mamífero en condiciones normales se puede obtener mediante esta ley empírica:

$$f_c = 241 \cdot M^{-0.25},$$

donde  $f_c$  es la frecuencia cardíaca (latidos/minuto) y  $M$  es la masa corporal (kg). Del cálculo se deduce que el corazón de la musaraña late ¡a más de 1 100 latidos/minuto! En consecuencia, en esfuerzos intensos debería superar los 2 000 latidos/minuto. No obstante, esto no ocurre porque existe un límite superior para la frecuencia cardíaca, que viene dado por el tiempo mínimo que el corazón necesita para realizar un ciclo completo (diástole para el llenado de sangre y sístole para impulsarla) y que se estima en unos 0,050 s; por lo tanto, el corazón no puede latir a una frecuencia mayor de 1 200 latidos/minuto. Como solución, para satisfacer sus requerimientos energéticos las musarañas poseen un corazón tres veces mayor que el que le corresponde a su tamaño, de modo que en reposo late a 600 latidos/minuto.

### De aleteos y latidos

Con respecto a las aves, su sistema circulatorio se rige por unas leyes empíricas parecidas a las de los mamíferos, por lo que, por motivos análogos, los colibríes poseen un corazón tres veces mayor que el correspondiente a su tamaño, de manera que cuando sostienen su aleteo tan característico el corazón llega a latir justo en su límite fisiológico.



Debido a su pequeño tamaño y alta tasa metabólica el musgaño enano (izquierda) presenta una frecuencia cardíaca muy alta y un corazón tres veces mayor de lo que sería proporcional. Lo mismo le sucede al colibrí.

porcional a  $M$ ) por la frecuencia de respiración, se obtiene que el consumo de oxígeno asimilado por el cuerpo es aproximadamente proporcional a  $M^{3/4}$ , lo que concuerda con la ley de Kleiber.

Del mismo modo, en el sistema circulatorio la magnitud que sigue una proporción alométrica con respecto a la masa es la frecuencia de latidos del corazón. Diversos experimentos y medidas han demostrado que el tamaño total del corazón guarda una relación aproximadamente isométrica con el tamaño del animal y, en consecuencia, ocurre lo mismo con el volumen de sangre que es capaz de bombear en un latido. Como los vasos sanguíneos principales siguen también una relación más o menos isométrica con el tamaño del animal, la presión arterial es entonces similar en todos los mamíferos. Este resultado es lógico, ya que, al ser la composición de las paredes arteriales similar en toda esta clase de vertebrados, la presión arterial debe mantenerse dentro de unos niveles seguros. También son semejantes las propiedades del plasma sanguíneo en todos los mamíferos, de modo que el tamaño de los glóbulos rojos es equiparable, así como la viscosidad del plasma. ¿Qué es, entonces, lo que sigue una proporción alométrica con respecto al tamaño? La frecuencia de latidos del corazón. Hay datos que soportan una correlación tal que el ritmo cardíaco sería proporcional a  $M^{-1/4}$ , de manera que el caudal promedio de sangre que circula por la aorta es proporcional a  $M^{3/4}$ , lo que, de nuevo, es consistente con la ley de Kleiber.

## Los inicios de la biofísica celular

Todas las reacciones químicas que ocurren en el interior de la célula están gobernadas por las reglas del electromagnetismo. Tras el estudio de los fenómenos electrostáticos de la membrana celular y la transmisión del impulso nervioso, hoy la biofísica permite el desarrollo de complejas aplicaciones en disciplinas como la biología y la medicina.

La célula, la forma de vida más simple y de menor tamaño que existe, define la unidad morfológica básica de cualquier ser vivo, ya sea unicelular o pluricelular. Su tamaño típico suele ser del orden de unas 10 micras (0,001 cm), y aunque en algunos casos especiales pueden medir mucho más, su tamaño típico no está muy correlacionado con el del ser vivo. Esto significa que las células de un organismo grande no son necesariamente mayores que las de otro pequeño, y la diferencia de tamaño está relacionada más bien con el número de células que componen el organismo en cuestión.

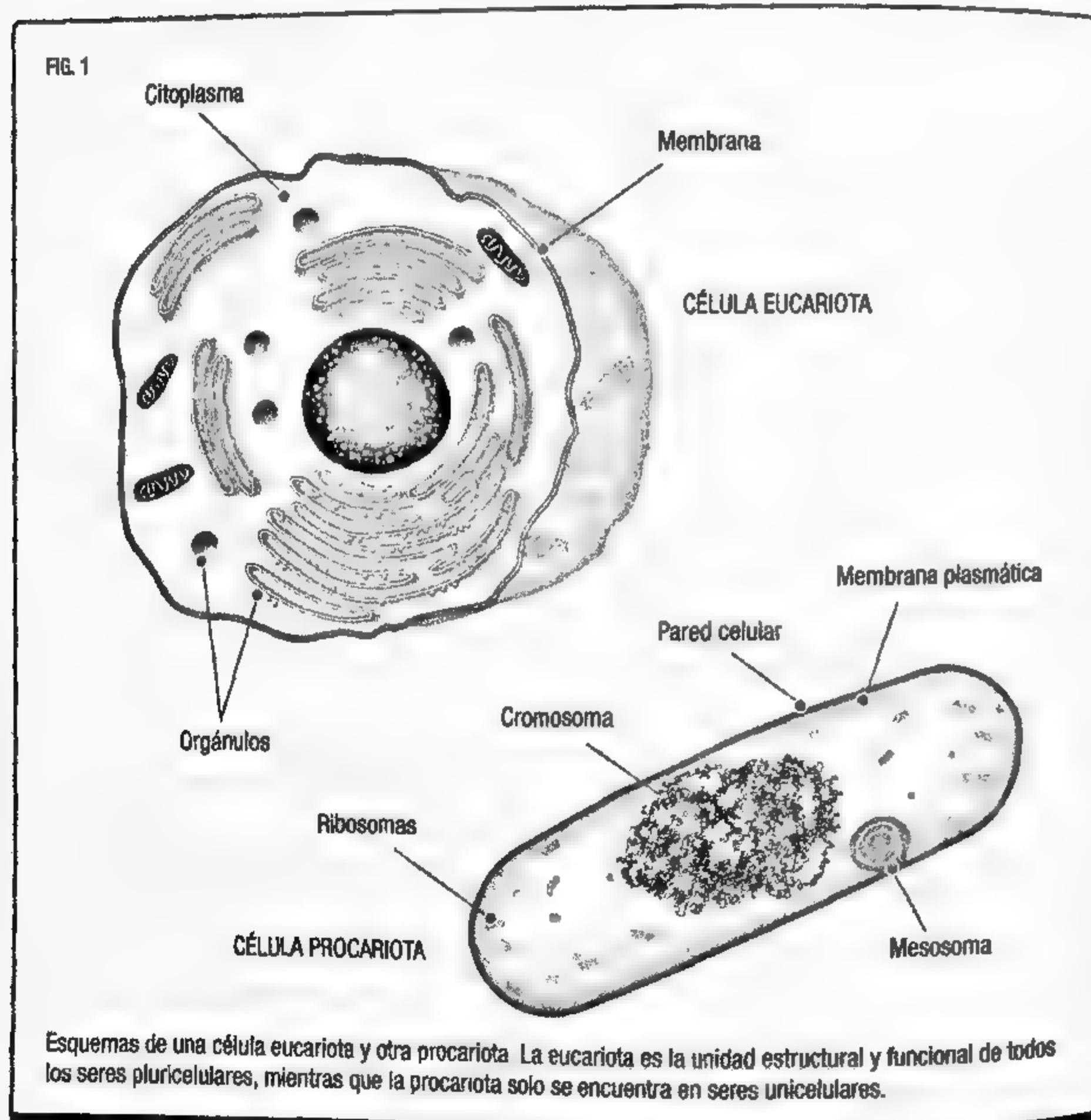
Todas las células comparten una serie de características comunes en cuanto a su estructura (figura 1). Por ejemplo, disponen de una membrana, conocida como *membrana celular*, que las envuelve completamente y cuya misión principal es aislarlas del exterior, preservando su identidad y las condiciones fisicoquímicas necesarias para desarrollar sus actividades funcionales. La membrana regula también el intercambio de moléculas e iones con el exterior y define, en algunos casos, los movimientos de la célula. El medio interno celular se denomina *citoplasma* y consiste en un entorno acuoso con iones en disolución que contiene los orgá-

*nulos celulares*, unas estructuras definidas por sus propias membranas y dotadas de cierta especialización en cuanto a funciones. Además, presentan una macromolécula, la cual contiene el código genético de la célula, el ADN (*ácido desoxirribonucleico*), de cuya transcripción se encarga otra macromolécula, el ARN (*ácido ribonucleico*), que puede clasificarse en distintos tipos.

La disposición de las moléculas de ADN dentro de las células define su clasificación en *procariotas* y *eucariotas*. Estas últimas son las más complejas desde un punto de vista estructural y

evolutivo, y la principal diferencia con respecto a las procariotas radica en la presencia de un *núcleo* claramente definido dentro del citoplasma, delimitado por su propia membrana (*membrana nuclear*), que contiene en su interior todo el material genético en forma de *cromatina*. Por el contrario, en las células procariotas el material genético se encuentra en contacto directo con el citoplasma, aunque relativamente plegado en una zona denominada *nucleoide*. Actualmente, las células procariotas solo se encuentran en formas de vida unicelulares, de manera que las células de todos los seres vivos pluricelulares conocidos (incluso los ya extinguidos) presentan células eucariotas.

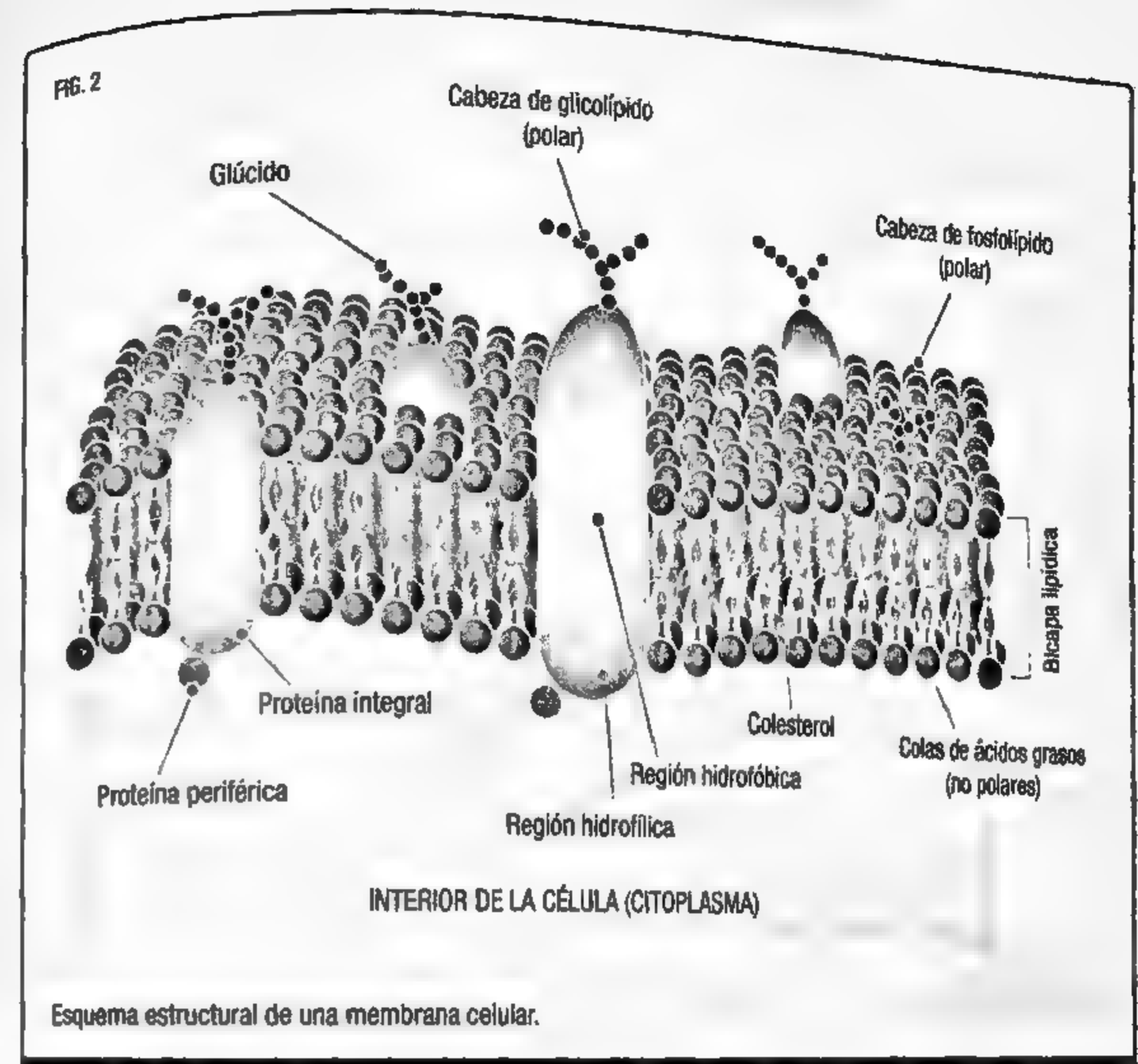
El entendimiento de los procesos que determinan el funcionamiento celular desde una perspectiva basada en principios de la física constituye una de las áreas de investigación más extendidas y atractivas en la biofísica actual. De hecho, muchos expertos predicen que varios de los avances significativos que se producirán en medicina durante las próximas décadas tendrán sus bases en la biofísica celular. En esta especialidad se trata de dar respuesta, entre otras muchas, a preguntas relacionadas con los fenómenos que ocurren en las membranas celulares, ya que están muy relacionados, como veremos, con la propagación de los impulsos nerviosos. Asimismo, tanto los fenómenos de membrana como las reacciones químicas que se producen en la célula dependen de proteínas mediadoras, las *enzimas*, cuya función, en general, se conoce bien. No es el caso del motivo estructural que define dicha función, ya que la estructura molecular de la cadena de aminoácidos que define una proteína es complejísima. Debido a esto último, nos centraremos solo en lo concerniente a los fenómenos eléctricos que ocurren en la membrana, cuya base teórica está bien establecida. No obstante, es necesario resaltar que el estudio de la estructura molecular de biomoléculas, tales como las proteínas o el propio ADN, es uno de los campos más atractivos en la actualidad, precisamente por su complejidad y por la apertura de nuevas posibilidades tecnológicas de alto impacto, como es el caso de la decodificación del código genético guardado en el ADN o el diseño de nuevos fármacos.



## EN LOS CONFINES DE LA CÉLULA: LA ESTRUCTURA DE LA MEMBRANA

Esa barrera permeable y selectiva que delimita y protege la célula, la membrana celular, está constituida por una *bicapa lipídica* de unos 10 nanómetros (0,01 micras) de espesor. Los lípidos son, en concreto, *fosfolípidos* de tipo *anfipático*, lo que significa que un extremo del fosfolípido es *hidrófilo*, es decir, se disuelve bien en agua, mientras que el otro es *hidrófobo*, por lo que repele el contacto con las moléculas de  $H_2O$ . Mientras que el extremo hidrófilo consiste en una «cabeza fosfatada», la parte hidrófoba está constituida por dos colas de ácidos grasos. Gracias a su estructura molecular, los fosfolípidos pueden agruparse en bicapas y formar membranas en presencia de agua. Para lograrlo, un grupo de estas moléculas se orienta de manera que las cabezas fosfatadas se colocan sobre dos planos paralelos, quedando las colas de ácidos grasos en la zona intermedia (figura 2). De este modo, las colas hidrófobas evitan la interacción con moléculas de agua, a las cuales se exponen las cabezas fosfatadas.

Gracias a esta estructura, las bicapas lipídicas cumplen muy bien su misión como aislantes, ya que, por ejemplo, son impermeables al paso de iones disueltos en el agua. No obstante, en el caso de la membrana celular es necesario regular el paso de iones en determinadas ocasiones, por lo que la bicapa lipídica presenta también un importante número de proteínas incrustadas (figura 2). Estas proteínas pueden ser *transmembranas*, si atraviesan ambas capas de lípidos, o *periféricas*, si están alojadas a uno de los lados de la bicapa. Entre otras cosas, las proteínas regulan el transporte de sustancias entre el exterior y el interior de la célula (son una especie de «aduanas celulares»), y realizan funciones de comunicación. Por otra parte, en la parte externa de la membrana celular también hay, aunque en menor cantidad, *oligosacáridos*. Estos glúcidos pueden estar unidos bien a una proteína (formando una glucoproteína), bien a un lípido (formando un glucolípido). Las funciones de los oligosacáridos son variadas, destacando, por ejemplo, la prevención de



lesiones en la célula o el reconocimiento celular en el desarrollo embrionario.

Debemos notar que, si bien en el reino animal la membrana celular es la única barrera que protege el entorno celular del medio externo, en el vegetal existe además otra barrera externa a la membrana que es la *pared celular*. Está compuesta principalmente por celulosa y da mayor rigidez a la célula. De cualquier modo, en ambos casos la membrana celular juega un papel clave en el desarrollo de las funciones vitales de la célula al regular el intercambio de nutrientes y desechos con el exterior. Por este motivo, el estudio de las bases físicas de los fenómenos de transporte a través de la membrana resulta de especial importancia para comprender cómo se relaciona la célula con su entorno.

## Un selectivo paso fronterizo

No es nada fácil pasar a través de la membrana celular. Esta es *semipermeable* al paso de sustancias tales como moléculas e iones disueltos entre el medio externo y el medio celular interno, es decir, solo permite el paso de manera selectiva y regulada. Gracias a ello, asegura que la célula mantenga su identidad dentro de límites aceptables, lo cual no sería posible si la membrana fuese permeable, ya que en ese caso las concentraciones de las sustancias disueltas dentro y fuera de la célula se igualarían (situación de equilibrio) y, por consiguiente, las condiciones intracelulares estarían determinadas por el medio externo.

El paso de sustancias disueltas a través de la membrana puede ocurrir a favor o en contra del gradiente de concentración y/o de carga eléctrica que haya a ambos lados de la membrana. El transporte a favor del gradiente es, lógicamente, espontáneo, ya que busca la situación de equilibrio mencionada anteriormente, y se realiza mediante *difusión simple* y *difusión facilitada*. La primera de ellas se realiza principalmente con moléculas pequeñas e hidrófobas (como en  $N_2$ ,  $CO_2$ ,  $O_2$ ), ya que difunden bien a través de las cadenas de ácidos grasos. La difusión facilitada se realiza a través de *proteínas de canal*, que son un tipo de proteínas transmembrana que presenta un canal revestido de moléculas hidrófilas que comunica ambos lados de la membrana, de modo que permiten el paso a favor de gradiente de iones y moléculas hidrófilas.

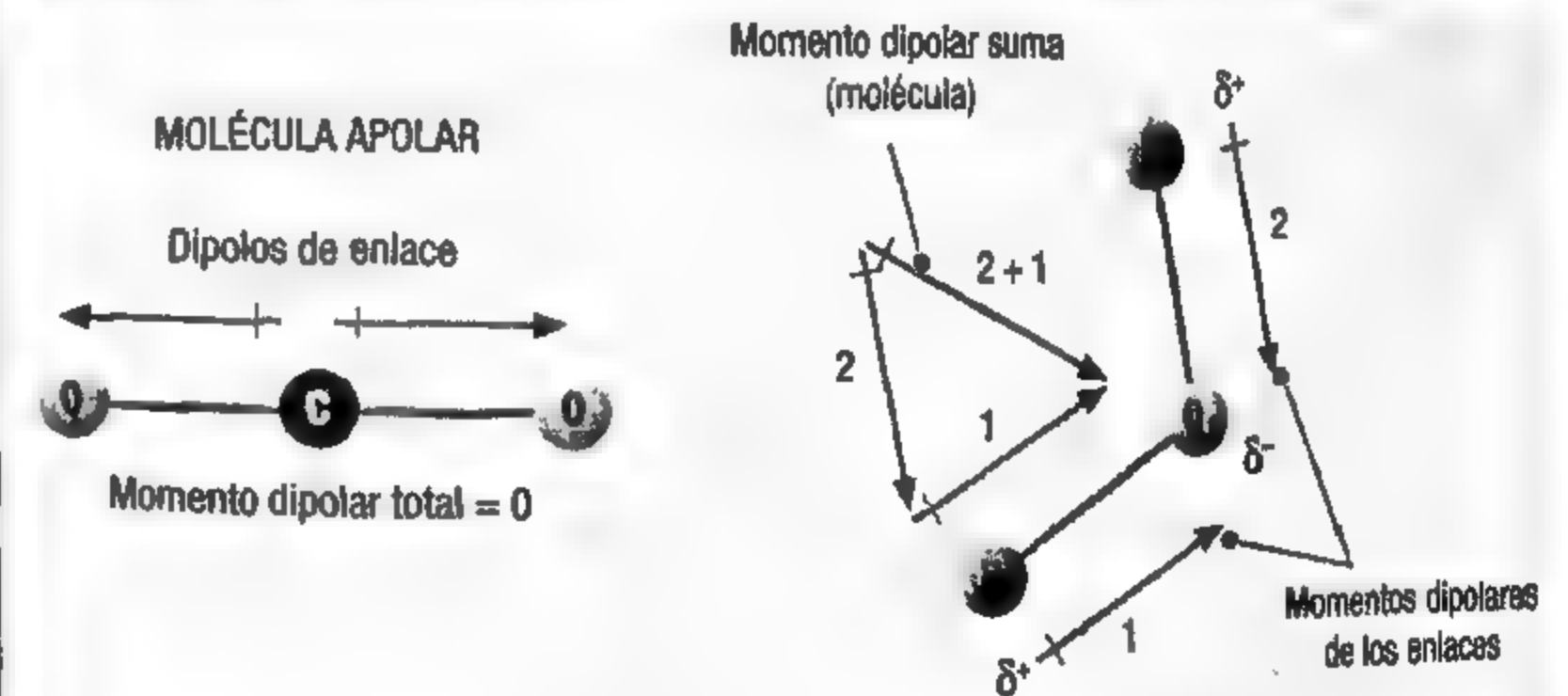
También a favor del gradiente se realiza el transporte de moléculas de agua, facilitando la regulación de concentraciones de soluto dentro y fuera de la célula mediante un proceso de *ósmosis* (figura 3). En general, este proceso ocurre cuando coexisten dos disoluciones cuyas concentraciones de soluto son diferentes, separadas por una membrana semipermeable, de manera que permite el paso de moléculas de agua, pero no de soluto. Por lo tanto, el paso de agua de un lado a otro de la membrana es el único procedimiento por el que se pueden igualar las concentraciones de ambas disoluciones. Este fenómeno puede dar lugar a un desequilibrio de presiones a ambos lados de la membrana, que

## LA POLARIDAD ELÉCTRICA Y LA AFINIDAD CON EL AGUA

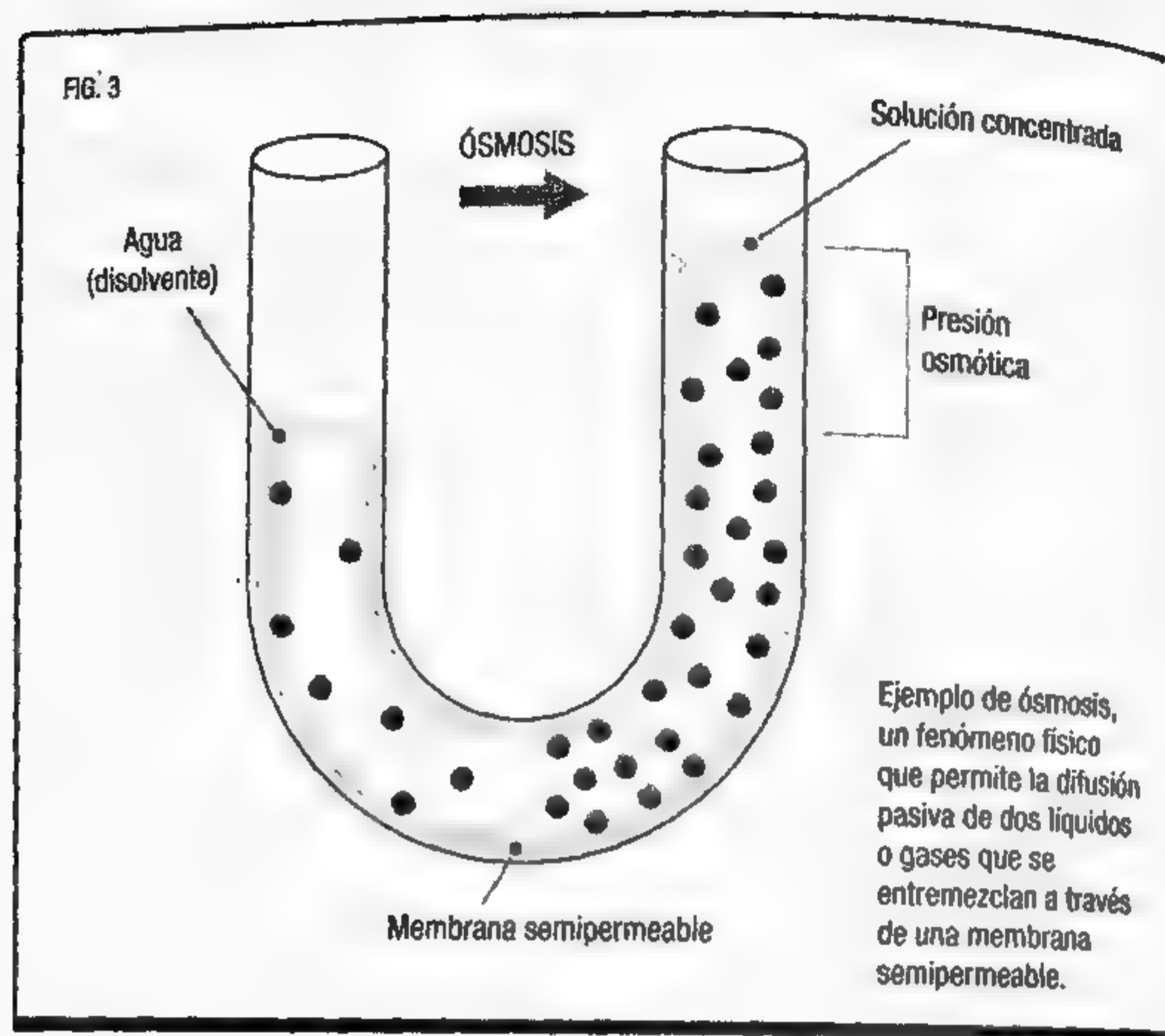
La afinidad o no afinidad con el agua viene marcada esencialmente por una propiedad conocida como *polaridad eléctrica*, que cuantifica lo diferentes que son las distribuciones de carga positiva (núcleos atómicos) y negativa (electrones) en la molécula. Gráficamente se representa mediante un vector (*momento dipolar*) que parte de la zona donde predomina la carga positiva y apunta hacia la zona de carga negativa.

### Moléculas apolares y polares

En el caso de que ambas distribuciones de carga sean similares, entonces se dice que la molécula es eléctricamente *apolar*. Ejemplos de moléculas apolares son aquellas formadas por átomos iguales, como el  $H_2$  o el  $O_2$ . También es apolar el  $CO_2$ , ya que en este caso los dos enlaces C-O forman un ángulo de  $180^\circ$  (véase la figura), que cancela las polaridades de ambos enlaces químicos. El agua, en cambio, es un ejemplo de molécula *polar*. Su molécula ( $H_2O$ ) está constituida por dos enlaces covalentes simples entre el oxígeno y el hidrógeno (O-H); es decir, cada átomo de hidrógeno comparte un par de electrones con el átomo de oxígeno (véase de nuevo la figura). Sin embargo, la fuerza de atracción que el oxígeno ejerce sobre el par de electrones de enlace es mayor que la ejercida por el hidrógeno, con lo cual ambos electrones se encuentran, en promedio, más cerca del núcleo del átomo de oxígeno. Por lo tanto, ambos enlaces químicos poseen carácter polar. Además, como ambos forman un ángulo de  $104,5^\circ$  entre sí, los momentos dipolares no se anulan y, en consecuencia, la molécula de  $H_2O$  es polar.



La molécula de  $CO_2$  (izquierda) presenta un ángulo de  $180^\circ$  de ambos enlaces C-O, de manera que aunque cada enlace por separado presenta momento dipolar, la molécula globalmente es apolar. Por el contrario, en el caso del agua ( $H_2O$ ) ambos enlaces químicos no forman  $180^\circ$ , de manera que la molécula presenta un momento dipolar resultante no nulo.



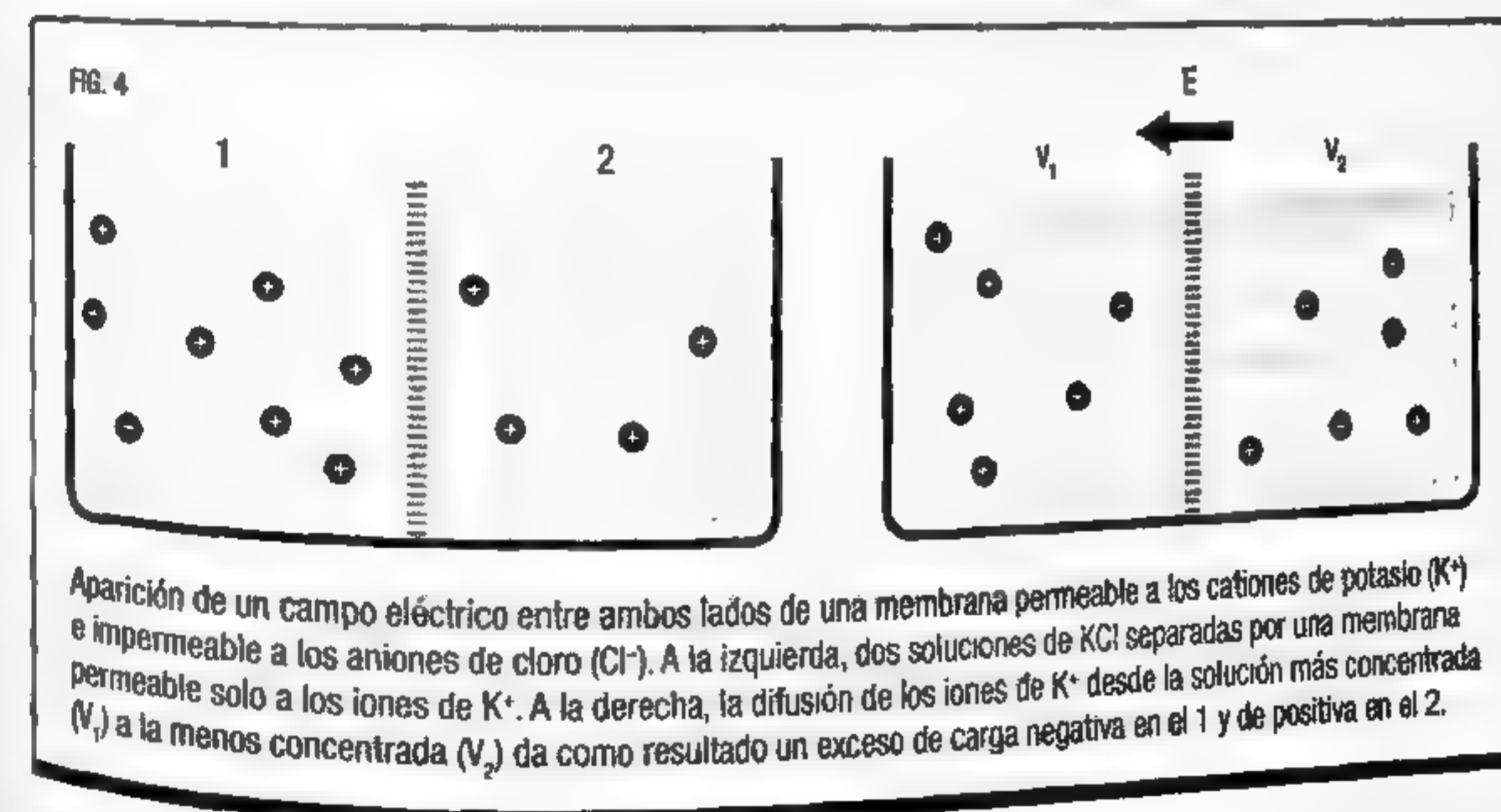
se denomina *presión osmótica*. En este punto debemos recordar que el agua, al ser una sustancia eléctricamente polar, necesita atravesar la membrana a través de una proteína de membrana específica. Concretamente son las *acuaporinas*, cuyo hallazgo reportó a su descubridor, el biólogo estadounidense Peter Agre, el premio Nobel de Química de 2003, compartido con su colega Roderick MacKinnon, descubridor de la estructura de la proteína de canal para el ion  $K^+$ .

En cuanto al transporte en contra del gradiente de concentración, llamado también *transporte activo*, es realizado por *proteínas transportadoras*, que son otro tipo de proteínas transmembrana que consumen energía durante su funcionamiento, puesto que realizan un proceso que no es espontáneo. Generalmente la energía la obtienen en forma de moléculas de *adenosín trifosfato* (ATP), que se sintetiza durante el metabolismo celular. Un ejemplo de este tipo de transporte lo veremos más adelante con la *bomba de sodio-potasio*.

### Lo que acarrea la semipermeabilidad: desequilibrios eléctricos a lado y lado de la membrana

La semipermeabilidad de la membrana celular provoca que la facilidad con que las moléculas o iones disueltos la atraviesan no sea la misma para todos los casos. Esta propiedad, junto con el hecho de que los iones presentan una carga eléctrica que no es nula (es positiva o negativa), provoca la aparición de una diferencia de potencial electrostática a ambos lados de la membrana. Para entender por qué ocurre esto, lo mejor es analizar una situación sencilla, como la representada en la figura 4.

Imaginemos que preparamos con agua dos disoluciones de una sal (por ejemplo, cloruro de potasio, KCl) a concentraciones diferentes. A continuación vertemos cada una de ellas, por separado, en un recipiente que se encuentra dividido por una membrana semipermeable idealizada, que solo permite el paso de los cationes de potasio ( $K^+$ ) e impide de manera perfecta el paso de los aniones cloruro ( $Cl^-$ ). Como las concentraciones a uno y otro lado de la membrana son diferentes, comenzará la difusión de iones  $K^+$  desde el lado con mayor concentración de soluto (lado izquierdo en la figura 4) hacia el lado opuesto. Sin embargo, los aniones  $Cl^-$  no pueden realizar la misma operación, ya que la membrana se lo impide. Como consecuencia de esto se rompe



la neutralidad de carga eléctrica a cada lado de la membrana. O sea, el lado derecho, con menor concentración, tendrá un exceso de carga positiva debido a la recepción de nuevos iones  $K^+$ , mientras que el lado izquierdo quedará con exceso de carga negativa.

La organización del agua dentro de los compartimentos biológicos es fundamental para la vida y las acuoparinas constituyen el sistema de tuberías de las células.

PETER AGRE

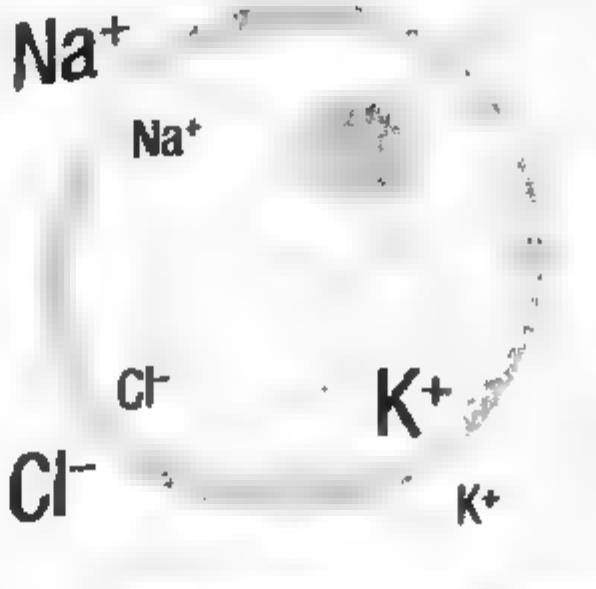
Este desequilibrio de carga induce un campo eléctrico  $E$  que apunta desde el lado cargado positivamente hacia el lado cargado negativamente (véase la figura 4), creando así una diferencia de potencial eléctrico a ambos lados de la membrana. Cuanto mayor sea este desequilibrio de carga, mayor es el potencial eléctrico que se puede

medir. Ahora bien, el exceso de carga positiva dificulta la difusión de nuevos iones  $K^+$  hacia este lado debido a la repulsión electrostática. En consecuencia, se llega a una situación de equilibrio en la que tanto las concentraciones iónicas a cada lado de la membrana como el potencial eléctrico de la membrana se mantienen constantes. Estas magnitudes (potencial de membrana y concentraciones iónicas a cada lado) están relacionadas por una ecuación que propuso el físico y químico alemán Walther Nernst, premio Nobel de Química en 1920, y por este motivo al valor de equilibrio se le suele conocer como *potencial de Nernst* del ion.

En el caso real de una célula animal la situación es un poco más compleja, ya que la membrana es permeable a más de un tipo de ion. Concretamente, los iones más relevantes en cuanto al establecimiento de un *potencial de membrana celular* son  $Na^+$ ,  $K^+$  y  $Cl^-$ . En situación estacionaria, en el plasma intersticial, fuera de la célula, domina la concentración de iones  $Na^+$  y  $Cl^-$  (figura 5), mientras que en el citoplasma celular es muy abundante el ion  $K^+$ , cuya carga es compensada esencialmente por macromoléculas (proteínas en su mayoría) ionizadas negativamente.

Además, dado que la difusión de iones se realiza a través de proteínas de canal, la facilidad con la que cada ion es capaz de difundirse a través de la membrana depende de sus propias características químicas; esta cualidad se cuantifica con una magnitud conocida como *permeabilidad*, que se mide en unidades

FIG. 5



Ion	Concentración (mMol/l H <sub>2</sub> O)	
	Medio intracelular	Medio extracelular
Sodio ( $Na^+$ )	15,0	150,0
Potasio ( $K^+$ )	150,0	5,5
Cloruro ( $Cl^-$ )	9,0	125,0

Concentraciones iónicas dentro y fuera del medio celular para el caso de células de los músculos esqueléticos.

de velocidad (m/s). Sus valores dependen del tipo de célula que se trate, puesto que es una característica de la propia membrana (a veces incluso a nivel local). Como ejemplo, más adelante se aborda el caso de las neuronas, cuya permeabilidad a cada tipo de ion cambia durante un breve lapso de tiempo para generar un impulso nervioso.

El potencial de membrana se puede calcular en estos casos mediante una ecuación conocida como *ecuación de Goldman-Hodgkin-Katz* (GHK, por los científicos David E. Goldman, Alan Lloyd Hodgkin y Bernard Katz), aunque a veces se conoce simplemente como «ecuación de Goldman». La solución de esta ecuación depende de las permeabilidades y concentraciones en disolución de cada ion dentro y fuera de la célula, de manera que su valor se aproxima al potencial de Nernst que corresponda al ion que goce de mayor permeabilidad de membrana.

El potencial de membrana en condiciones normales (*potencial de reposo*) depende del tipo de célula, aunque parece existir una cierta correlación con la capacidad de multiplicación de la misma. Así, las células que se reproducen muy rápidamente (como las embrionarias y las tumorales) presentan potenciales de reposo en la membrana de entre -10 y -30 mV, mientras que en aquellas cuya actividad reproductiva es mucho menor (neuronas y células de músculo esquelético), el potencial de membrana llega hasta valores de entre -70 y -90 mV. El signo menos de

estos números indica, por convenio, que la capa interior de la membrana se encuentra cargada negativamente con respecto a la capa exterior. O lo que es lo mismo, el potencial eléctrico del interior celular es menor que el potencial eléctrico del plasma intersticial. Aunque este hecho parece contradecir nuestra afirmación acerca de la neutralidad de carga de la célula, lo cierto es que el potencial de reposo se mantiene solo con acumular 1 de cada 100 000 iones disueltos, aproximadamente. Por lo tanto, se puede considerar con gran exactitud el volumen celular como un recinto eléctricamente neutro.

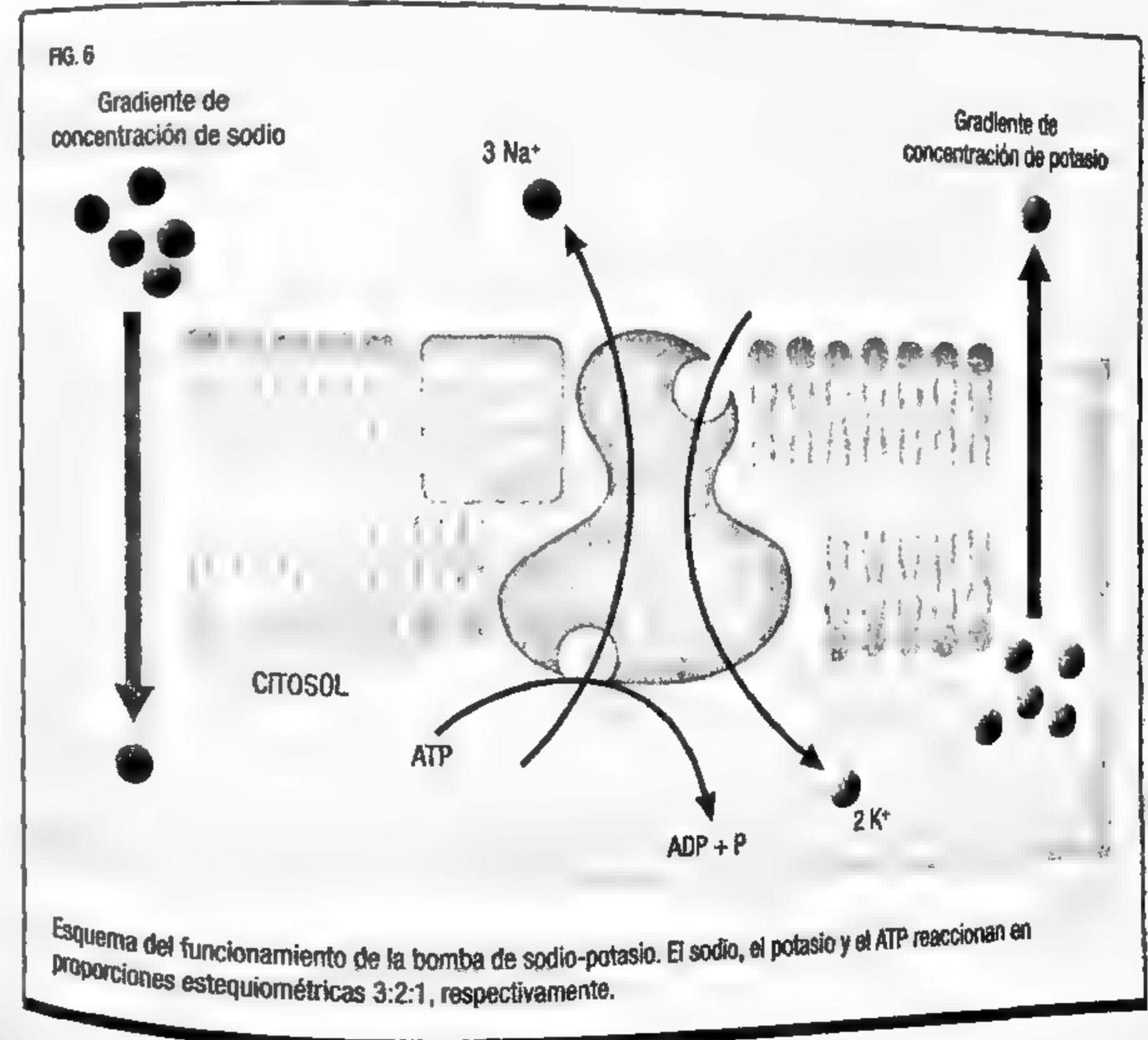
### Expulsión de iones intracelulares: la bomba de sodio-potasio

El valor del potencial reposo en la membrana corresponde a una situación estacionaria (constante en el tiempo), pero no de equilibrio. De hecho, en el caso del  $\text{Na}^+$  incluso nos encontramos con el hecho de que su potencial de equilibrio es de polaridad opuesta (positiva) a la observada en la membrana celular (que es negativa), lo cual indica que la concentración de  $\text{Na}^+$  dentro de la célula es mucho menor de la que cabría esperar en una situación cercana al equilibrio. Como la membrana tiene proteínas de canal que permiten el paso de iones de sodio, debe haber algún mecanismo activo por el que la célula expulsa los iones de sodio de su interior. Este mecanismo lo realiza una proteína de membrana que se conoce coloquialmente como *bomba de sodio-potasio* (su nombre científico es  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -ATPasa), la cual fue descubierta por el científico danés Jens Christian Skou en 1957, que recibió el premio Nobel de Química en 1997 por la importancia de este descubrimiento.

Esencialmente, la bomba de sodio-potasio funciona de manera cíclica, siendo el resultado del ciclo completo la expulsión de 3 iones  $\text{Na}^+$  hacia fuera del citoplasma y el paso de 2 iones  $\text{K}^+$  hacia dentro del volumen celular (figura 6). Por lo tanto, es un mecanismo de transporte que altera la carga eléctrica global de la célula y produce un exceso de carga positiva fuera de la célula, lo que implica un potencial eléctrico negativo en la membrana, según el

criterio establecido. Además, ambos iones difunden en contra del gradiente de concentración, por lo que en el proceso consume energía. Esta energía se obtiene a partir de la hidrólisis de una molécula de ATP, la cual pierde uno de sus tres grupos fosfato en una reacción exotérmica, liberando una energía de 44 kJ/mol.

El mecanismo de la bomba de sodio-potasio no se ha podido conocer aún en detalle, aunque parece que se puede resumir en varios pasos. En primer lugar hay que tener en cuenta que esta proteína presenta tres puntos en su estructura en los que la probabilidad de que se produzca un enlace químico con un ion de sodio es muy alta. El mecanismo se pone en marcha cuando la energía liberada en la hidrólisis del ATP es absorbida por la proteína y dicha energía transforma su estructura espacial, en



la cual se rompen los enlaces con los iones de sodio y, al mismo tiempo, se crean dos puntos, cada uno con alta probabilidad de enlace con un ion de potasio. Finalmente, el intercambio energético debido a los enlaces químicos creados con los dos iones de potasio provoca que la proteína vuelva a su estructura espacial inicial, rompiendo sus enlaces con los iones de potasio y volviendo a hacer accesible los tres puntos de enlace para los iones de sodio. Y así sucesivamente.

Este mecanismo es esencial e imprescindible para la vida de las células animales, y por tanto de la del ser humano, ya que es el responsable de varias funciones clave del funcionamiento celular. En primer lugar, controla el volumen de la célula manteniendo la presión osmótica debida a las diferentes concentraciones de soluto dentro y fuera de la célula, evitando, por ejemplo, que la célula se hinche y muera por rotura de la membrana (*lisis*) en caso de que la concentración de iones descienda. En segundo lugar, mantiene constante el potencial de reposo en la membrana, lo que equivale a mantener constante un campo eléctrico en esta zona y un gradiente de concentración de solutos a ambos lados de la membrana. Estos ligeros desequilibrios los aprovecha la célula para facilitar el transporte de iones y nutrientes de interés a través de la membrana. Finalmente, también juega un papel clave en la generación y transmisión de impulsos nerviosos, tal y como veremos con más detalle a continuación. Por todas estas razones, el consumo energético requerido para producir las moléculas de ATP necesarias para mantener el funcionamiento de la bomba de sodio-potasio puede llegar hasta el 90% de todo su metabolismo en algunas células especializadas, como las del cerebro. No obstante, el organismo admite tal consumo de energía debido a la importancia de las funciones que desempeña.

## IMPULSOS NERVIOSOS PROPAGADOS A TRAVÉS DE LAS NEURONAS

Sin duda, el sistema nervioso desempeña unas funciones muy fascinantes en los seres vivos. Consiste en una red complejísima

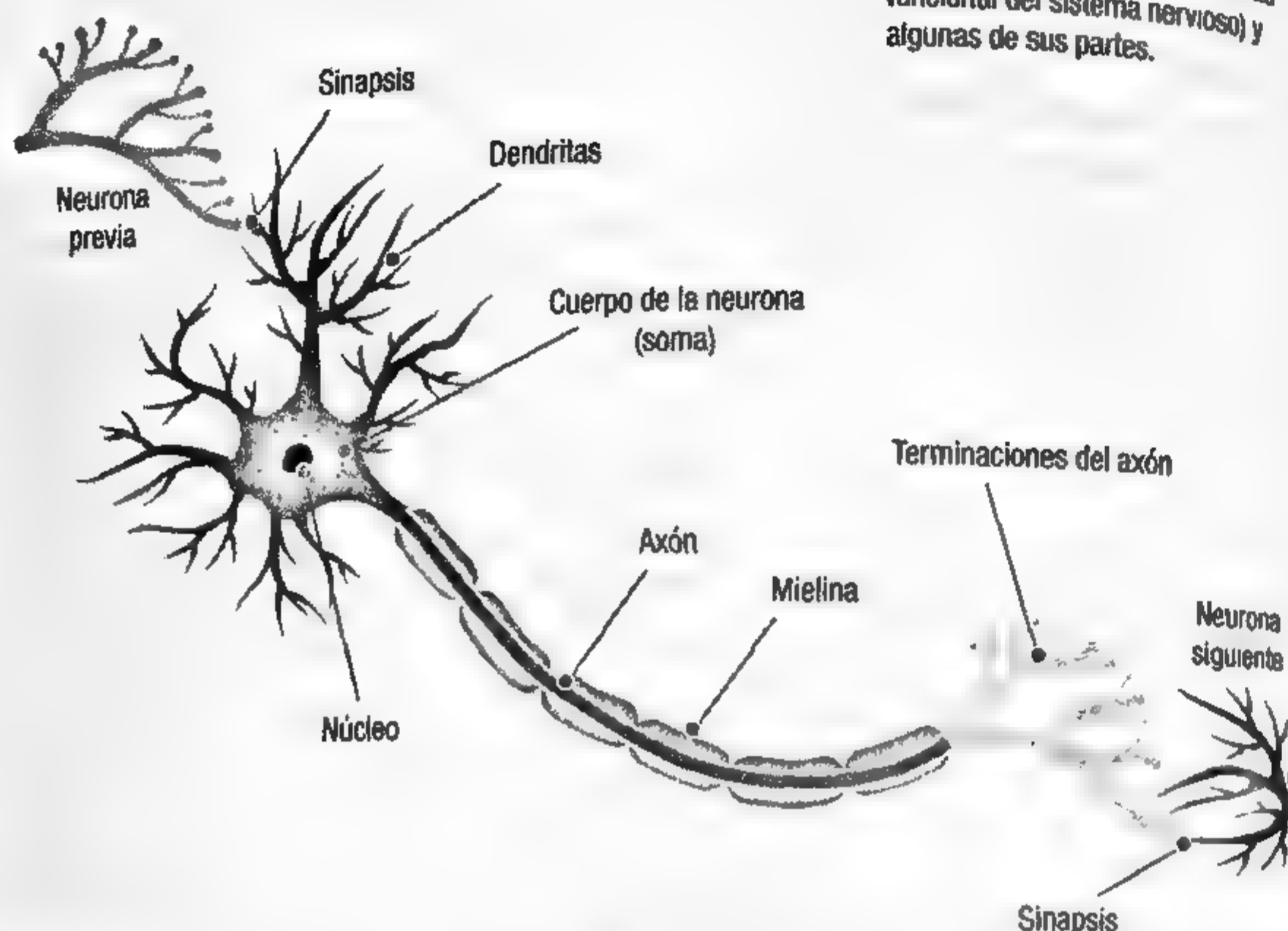
de células especializadas interconectadas entre sí, las *neuronas*, que, en el caso del ser humano, llegan a ser del orden de unos 10000 millones (un número todavía bastante mayor que el de personas que habitan la Tierra). El cerebro es el órgano que hace las veces de unidad central de procesamiento y, entre otras cosas, almacena, clasifica y analiza la información que le llega a través de los impulsos nerviosos. El grado de complejidad de esta red es tal que, tras más de un siglo de estudios, a día de hoy existen muchas preguntas por resolver con respecto a su funcionamiento, muy especialmente en lo que respecta al almacenamiento de la información por parte del cerebro. No obstante, gracias a estudios realizados en el último medio siglo, sí se han establecido unas bases de conocimiento sólidas sobre la producción y propagación de los impulsos nerviosos.

Hoy día no hay duda de que la información se transmite en forma de pulsos eléctricos, iguales en magnitud y duración, producidos a partir del estímulo recibido por una célula sensorial, que son transmitidos hasta el cerebro. Dichos estímulos son recibidos por la neurona (figura 7) en las *dendritas*, que son los puntos de recepción donde cambia el valor del potencial de membrana si llega un estímulo. Estos cambios del potencial se propagan hacia el *soma* y ahí suman sus efectos perturbativos. Si la suma de efectos cumple con las condiciones que se explican a continuación, eventualmente se generará un «impulso nervioso» que recorrerá todo el *axón* hasta llegar a la *sinapsis*, que es donde se produce la conexión con la siguiente célula (puede ser otra neurona, una célula muscular o una célula receptora). En las sinapsis no existe contacto físico entre ambas células, de manera que la comunicación se realiza mediante liberación y recepción de unas pequeñas biomoléculas conocidas como *neurotransmisores*.

El axón es una extensión muy alargada de la neurona, a semejanza de un cable. Esta parte de la neurona presenta unas características eléctricas que facilitan la propagación de un pulso eléctrico a lo largo de la membrana celular y de manera independiente a otros axones, incluso en el caso de que estén agrupados en el mismo conjunto de fibras nerviosas. En cuanto a sus

FIG. 7

Diagrama de una neurona (unidad funcional del sistema nervioso) y algunas de sus partes.



dimensiones, en humanos su diámetro no supera las 20 micras (0,02 mm), pero pueden llegar a longitudes superiores al metro, como ocurre en los casos que conectan las células de los dedos con la médula espinal.

Como curiosidad, cabe resaltar el hecho de que gran parte de la información que hoy día se sabe con respecto a la transmisión de impulsos nerviosos a lo largo del axón se lo debemos al calamar, concretamente a su *axón gigante*, que puede llegar a medir 1 mm de diámetro y unos 30 cm de longitud. Su diámetro, que es unas 50 veces mayor que el de cualquier axón humano, facilitó en gran medida los experimentos realizados en los albores de esta disciplina en cuanto a la obtención de datos relacionados con las propiedades eléctricas y químicas del axón, ya que estos experimentos generalmente consistían en realizar cuidadosas inserciones de microelectrodos en diferentes partes de la célula

la e inducir señales eléctricas con un generador. De ahí que el axón gigante del calamar haya sido uno de los más estudiados de la naturaleza, muy especialmente entre los pioneros de este campo. Entre estos destacaron los británicos Alan L. Hodgkin y Andrew F. Huxley, que recibieron el premio Nobel de Fisiología o Medicina en 1963 por sus trabajos en este campo que, entre otras cosas, les llevaron a proponer en 1952 su modelo sobre la generación y propagación del *potencial de acción* basado en cambios de conducción iónica a través de la membrana celular.

Mientras que al zoólogo le fascinan las diferencias entre los distintos animales, al fisiólogo le gustaría que, fundamentalmente, todos funcionaran de la misma manera.

ALAN L. HODGKIN

Antes de analizar en detalle cómo se produce el potencial de acción, conviene hacer notar que el axón gigante del calamar carece de *mielina*, que es una sustancia que recubre el axón (véase la figura 7) y cumple una misión clave a la hora de facilitar la propagación del impulso nervioso a lo largo del axón, tal y como mostraremos un poco más adelante.

### El potencial de acción y la creación del impulso nervioso

El potencial de acción consiste en un cambio del valor del potencial de membrana durante un intervalo de tiempo brevísimo (del orden de unos pocos milisegundos), que, a continuación, se propaga como un pulso a lo largo del axón. Como se comentó anteriormente, esta alteración del potencial se produce a partir de una estimulación recibida por la neurona a través de sus dendritas, pero los estímulos también pueden incidir directamente sobre el axón de manera artificial, tal y como se ha procedido en numerosos experimentos.

En ausencia de estímulos el potencial de reposo de las células nerviosas es negativo, tal y como ocurre con el resto de células. Su valor suele estar en torno a  $-70$  mV, que es muy cercano al potencial de equilibrio (o potencial de Nernst) de los iones  $K^+$ . Esta situación se da porque, cuando la neurona se encuentra

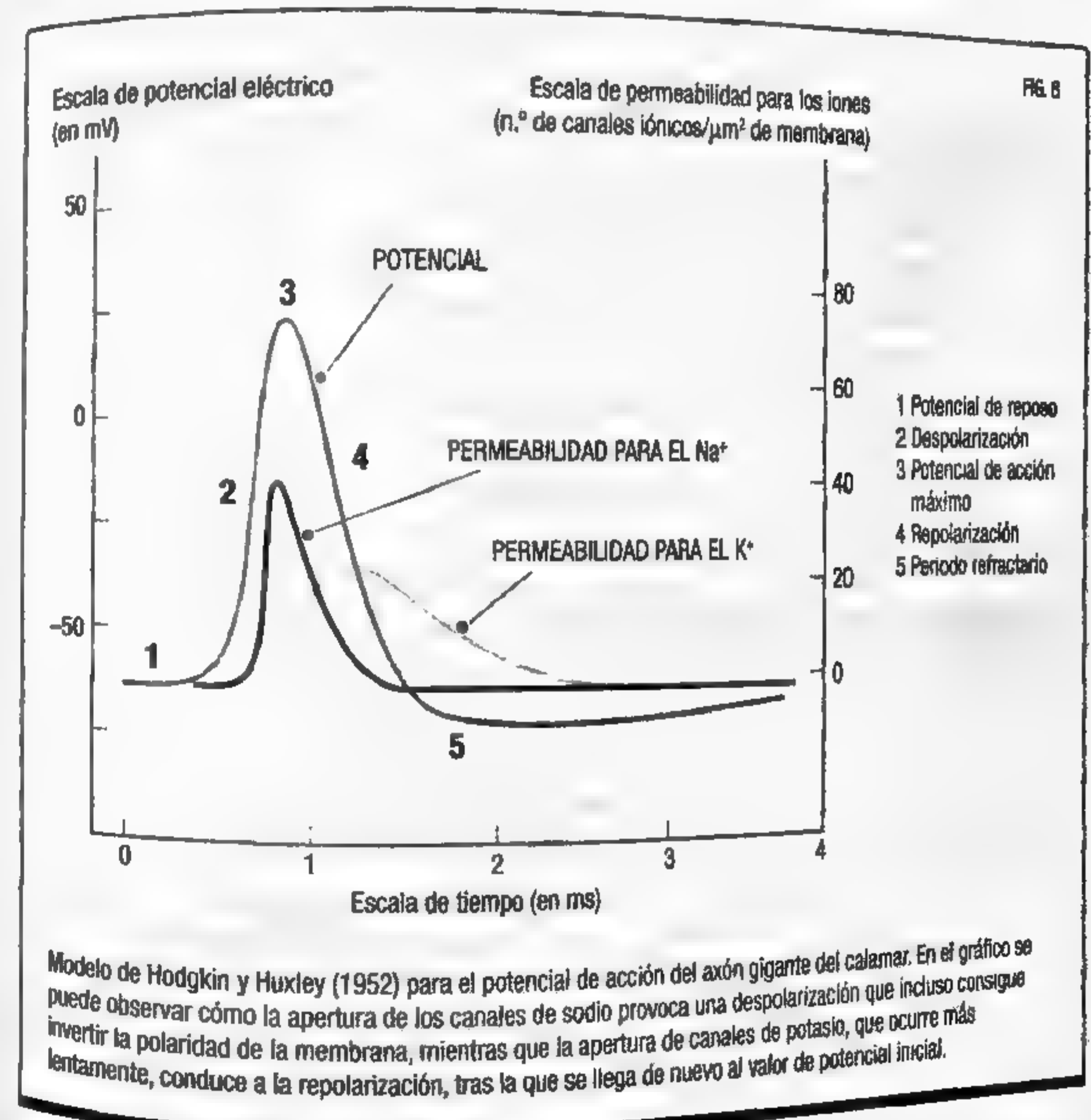
en este estado, la permeabilidad asociada al ion  $K^+$  es mucho mayor que las asociadas a los iones  $Na^+$  y  $Cl^-$ . Esto implica que la influencia predominante con respecto al potencial de reposo venga dada por el gradiente de concentración de los iones de potasio que haya a ambos lados de la membrana. De hecho, esta afirmación es general en el sentido de que, si la permeabilidad de la membrana a un ion determinado es mucho mayor que la de los demás, entonces el valor del potencial de membrana será similar al potencial de Nernst de ese ion.

Al producirse un estímulo sobre la célula nerviosa, la membrana tiende a despolarizarse, esto es, a igualar los potenciales eléctricos del interior y exterior celular. Ahora bien, si la magnitud de esta despolarización no alcanza un determinado valor umbral, entonces la membrana recupera su potencial de reposo y no se propaga pulso eléctrico alguno. Eso sí, si se supera este *potencial de membrana umbral*, aunque sea mínimamente, se desencadena todo el mecanismo que genera el pulso eléctrico que luego se propagará a lo largo del axón en forma de impulso nervioso. En otras palabras, la generación del impulso nervioso sigue una «ley de todo o nada» con respecto a la magnitud del estímulo. Por lo tanto, la célula nerviosa suma todos los estímulos recibidos durante un periodo de tiempo muy corto, y si dicha suma supera un determinado valor, entonces genera un impulso nervioso.

La manera en la que cambia el potencial de membrana durante la generación del impulso nervioso depende un poco del tipo de célula que la produzca, pero generalmente se observa un patrón similar. Una vez superado el potencial umbral, la membrana cambia muy bruscamente su polaridad hasta llegar al valor máximo del potencial de acción. Posteriormente, sigue una fase de relajación, más lenta, hasta llegar de nuevo al potencial de reposo, de manera que la neurona vuelve a estar disponible para generar nuevos impulsos nerviosos.

Para entender el mecanismo por el que ocurre este momentáneo cambio de polarización vamos a recurrir al modelo que en 1952 propusieron Hodgkin y Huxley para el axón gigante del calamar (figura 8). Como ya mencionamos, en estado de reposo

(potencial de reposo de alrededor de  $-65$  mV en este caso) la facilidad con la que el  $K^+$  atraviesa la célula es mucho mayor que la de cualquier otro ion. En el momento en el que se supera el valor umbral, que para el axón gigante del calamar corresponde a un valor cercano a  $-55$  mV, se activa la apertura masiva de proteínas de canal del sodio, lo cual favorece la entrada de iones  $Na^+$  en la célula (transporte a favor de gradiente). Al ser de iones de carga positiva, esta difusión sigue favoreciendo la despolarización de la membrana hasta el punto de invertir su signo y volverla positiva hasta alcanzar un valor máximo cercano a  $+30$  mV, que es un poco menor al potencial de Nernst del  $Na^+$ , del orden de



+50 mV. A medida que el potencial de membrana se hace más positivo, la velocidad de difusión de los iones  $\text{Na}^+$  disminuye, lo cual, además, coincide con el cierre de los canales de sodio y la apertura, más gradual, de nuevos canales de potasio, que favorecen la difusión a favor de gradiente de iones  $\text{K}^+$  hacia el exterior de la célula. Como la carga eléctrica de estos iones también es positiva, la membrana comienza a invertir de nuevo su polaridad tomando valores negativos. En el caso del axón gigante del calamar esta fase de *repolarización* llega a producir una *hiperpolarización* (esto es, un potencial de membrana aún más negativo que el potencial del reposo) ya que el potencial de Nernst del  $\text{K}^+$  está en torno a -75 mV. En esta fase la neurona se encuentra en *periodo refractario*, ya que es incapaz de volver a producir otro impulso nervioso aunque sigan llegando estímulos.

El periodo refractario perdura hasta que, gradualmente, se cierran los canales de potasio y el mecanismo de la bomba de sodio-potasio reestablece el potencial de reposo de la membrana. Esta última fase suele ser algo más lenta que las anteriores, ya que consume energía y se realiza un doble transporte de iones en contra del gradiente. No obstante, esta fase, que suele generar un periodo latente de unos 3 milisegundos, es clave para evitar la propagación del impulso nervioso hacia atrás a lo largo del axón, como veremos a continuación. Naturalmente, este lapso de tiempo provoca que haya una cota máxima en cuanto al número de impulsos por segundo que pueden generarse, que en este tipo de células nerviosas es del orden de unos 300 impulsos/segundo.

En este punto conviene recordar que, una vez superado el umbral, el potencial de acción siempre es el mismo. Entonces, ¿cómo transmite «información» una neurona? La respuesta está en la modulación de frecuencias. Por ejemplo, si el estímulo es muy elevado, entonces la neurona genera un tren de pulsos de muy elevada frecuencia, ya que la suma de estímulos puede alcanzar rápidamente su valor umbral; de lo contrario, el tren de pulsos se generará con menor frecuencia. No cabe duda de que estos mecanismos recuerdan en gran medida a la tecnología digital.

Una nota curiosa con respecto al modelo de Hodgkin y Huxley es el hecho de que en su época aún no se había descubierto la

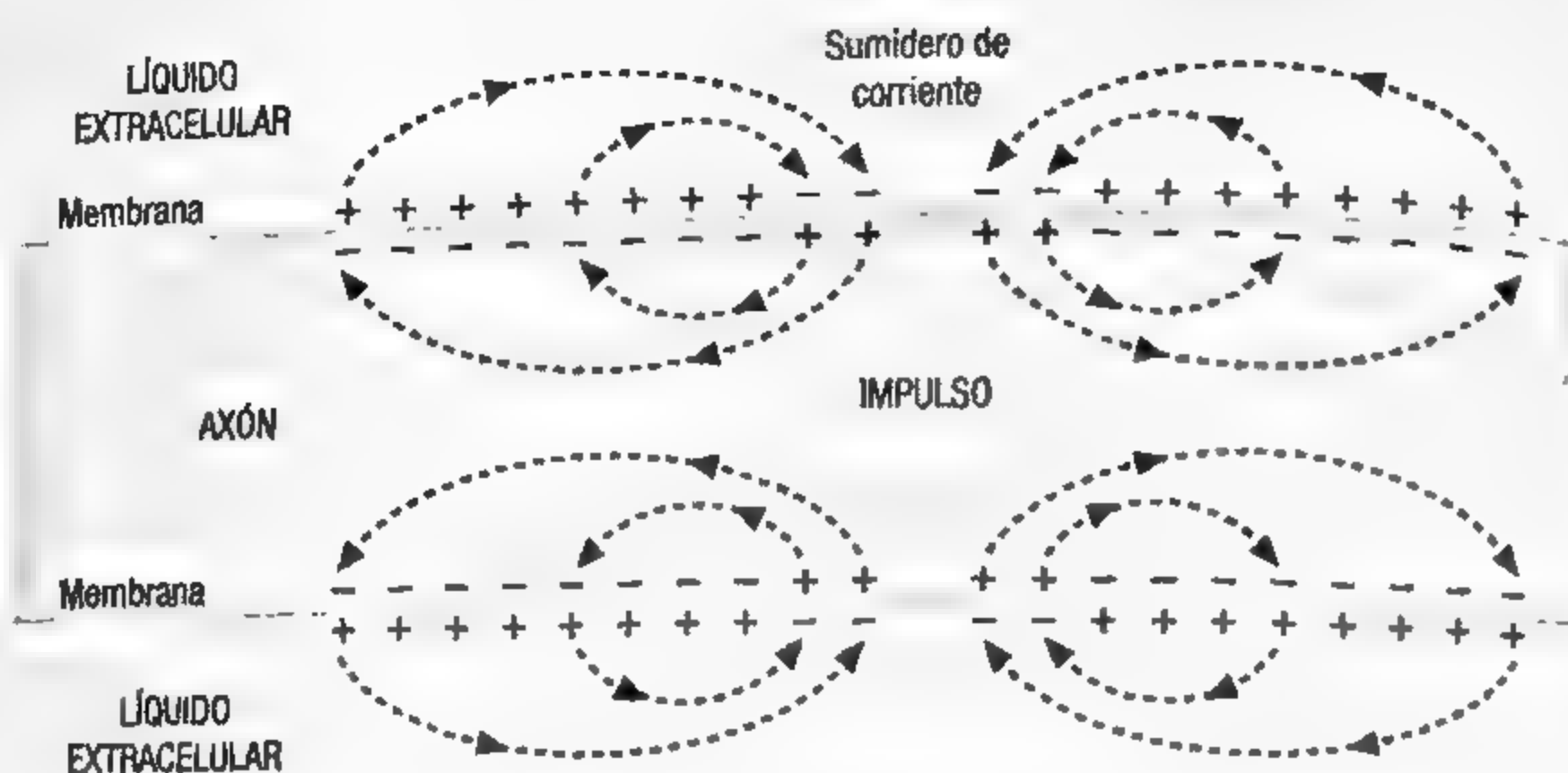
bomba de sodio-potasio. En su lugar, ellos propusieron la existencia de dos tipos de compuertas para el sodio: tres de activación rápida y otra de activación lenta. Gracias a esta diferenciación consiguieron reproducir, matemáticamente, las variaciones de la conductividad de iones y del potencial de acción en función del tiempo. En cualquier caso, su trabajo pionero permitió el establecimiento de una base teórica de consenso para describir este tipo de procesos en las células nerviosas. No obstante, las hipótesis que dieron lugar a su modelo matemático aún no han sido verificadas. De hecho, el entendimiento del mecanismo de aperturas y cierres secuenciales de canales de diferentes tipos es un tema totalmente abierto a debate.

### La importancia de la mielina en el «cableado» neuronal

Una vez producido, el pulso eléctrico comienza a propagarse a lo largo del axón mediante, en principio, difusión pasiva del exceso de iones de sodio que entraron en el citoplasma (que en adelante llamaremos *axoplasma*) por un punto determinado y que sienten repulsión electrostática entre sí.

Debido a las características específicas del axón, este fenómeno de propagación pasiva (o *conducción electrotónica*) se puede modelar mediante técnicas de ingeniería eléctrica (figura 9), en concreto usando los principios de la propagación de una señal a través de un cable, ya que la geometría del axón se parece mucho a la de un cable. En este sentido, el axón se modela como un medio conductor con una resistividad asociada  $\rho_{\text{axon}}$  y, dado que el medio extracelular también es conductor de corriente, es necesario modelar las pérdidas a través de la membrana celular, que funciona como un aislante cuya resistividad (resistencia eléctrica de un material) se suele denotar como  $\rho_{\text{mem}}$ ; además, dado que la membrana es un aislante situado entre dos medios conductores, el modelo debe incorporar una *capacitancia de membrana*,  $C_{\text{mem}}$ , que incorpore las pérdidas de señal debido a la acumulación de carga en la membrana, tal y como ocurre en estos casos.

FIG. 9



Corrientes locales inducidas en el axón a raíz de la creación de un impulso nervioso. La entrada repentina de iones de sodio dentro del axón provoca un exceso de carga positiva en el interior celular y exceso de carga negativa en el exterior. Debido a estos desequilibrios, los iones de sodio que están dentro de la célula se alejan por repulsión eléctrica (los iones de sodio tienen carga eléctrica del mismo signo) de la zona donde se ha producido el impulso nervioso. Igualmente, el exceso de carga negativa generado en el exterior atrae a iones positivos de las zonas cercanas. Como consecuencia de ambas corrientes (interna y externa), se despolariza la membrana a ambos lados del impulso nervioso. Si uno de los dos lados se encuentra en periodo refractario, entonces el impulso solo puede propagarse hacia el lado opuesto.

Un cálculo según el modelo de transmisión de señal eléctrica a través de un cable con las características eléctricas del axón demuestra que la amplitud del pulso eléctrico generado se atenúa en un espacio demasiado corto para un ser vivo. Por ejemplo, en el caso del axón gigante del calamar la señal se atenuaría un 50% tras recorrer solo 3,5 mm, y esto es gracias a su elevadísimo diámetro (del orden de 1 mm). Para axones del tamaño típico de los mamíferos (unas 10 micras de diámetro) dicha atenuación se alcanzaría solo tras 0,35 mm. Sin embargo, los axones de los mamíferos están protegidos por unas *vainas de mielina*, que aíslan el axoplasma del medio extracelular, lo cual, traducido a la teoría del cable, implica una mayor resistencia de membrana y una menor capacitancia. Como resultado, la atenuación al 50% se produce mucho más lejos, a 5,4 mm, pero sigue siendo

una distancia demasiado pequeña. Por lo tanto, la conducción electrofónica por sí sola no es suficiente. La regeneración del impulso nervioso se consigue a medida que en las zonas continuas de la membrana celular se supera el potencial de membrana umbral que desencadena la generación de un nuevo potencial de acción. La consecuencia de esto es que la propagación del impulso nervioso sin pérdidas solo se produce hacia el lado que no se encuentra en periodo refractario, que es el que puede abrir nuevos canales de sodio.

En cuanto a la velocidad de propagación del pulso eléctrico, se puede demostrar que, para un axón sin mielina, es proporcional a la raíz cuadrada del diámetro, de manera que para el axón gigante del calamar se obtienen unos 25 m/s. Y, de nuevo, la mielina mejora las prestaciones del axón en este sentido, ya que, gracias a su efecto de aislamiento y de disminución de la capacitancia de membrana, la velocidad que se consigue es mucho mayor a igualdad de diámetro. Por ejemplo, en el caso de un axón mielinizado de solo 10 micras de diámetro la velocidad de propagación ya es bastante mayor que la del axón gigante del calamar, del orden de 60 m/s.

También es cierto que las vainas de mielina impiden el paso de iones a través de la membrana del axón, por lo que es necesario que haya una serie de puntos a lo largo de este en los que pueda producirse el intercambio de iones para regenerar la señal. Esos puntos son los *nodos de Ranvier*, que suelen estar colocados a una distancia entre sí de entre 1 y 2 mm. Esta distancia es más que suficiente para que el pulso transmitido desde el nodo de Ranvier vecino llegue solo con una atenuación del orden del 10%, de manera que la conducción electrofónica entre nodos vecinos ocurra con un amplio margen de seguridad. Este proceso de regeneración «a saltos» se conoce como *conducción saltatoria*.

A partir de las ventajas que ofrecen los axones revestidos de mielina se vislumbran algunas razones evolutivas por las que los mamíferos optaron por esta estrategia. Por un lado, la mielina permite generar impulsos con la velocidad de propagación requerida por el tamaño del animal, manteniendo un diámetro de

axón reducido. Con un axón sin mielina, una velocidad similar se conseguiría con un diámetro del orden de 5 mm, mayor aún que el diámetro del axón gigante del calamar. Asimismo, el coste energético asociado a la propagación del impulso es mucho menor, ya que el transporte activo de iones solo tiene lugar en los nodos de Ranvier y no a lo largo de todo el axón. Evidentemente, una respuesta ante estímulos más rápida y con menor consumo de energía es ventajoso para la supervivencia.

## CAPÍTULO 4

# A través de las ondas

Gracias a los fenómenos ondulatorios los seres vivos podemos obtener información de estímulos a distancia, y así aprovechar cualquier oportunidad o anticiparnos a una amenaza. Por ello, los sentidos de la vista y el oído han jugado un papel fundamental en la evolución por selección natural.

Constantemente aparecen en nuestro entorno unos fenómenos que se conocen por el nombre genérico de *ondas*, que consisten en la propagación en el espacio y el tiempo de perturbaciones de alguna propiedad física, como por ejemplo la presión en un medio fluido, la distancia de una molécula con respecto a su punto de equilibrio en un sólido cristalino, las olas en el mar o las alteraciones de un campo electromagnético. En general, el concepto de onda es tan amplio que admite muchos criterios de clasificación. Uno de los más genéricos establece una dicotomía entre las ondas que necesitan la presencia de un medio material para poder transmitirse, como las olas del mar o el sonido, y las que no requieren de ello, como es el caso de las ondas electromagnéticas y las recién detectadas, de manera directa, ondas gravitatorias, las cuales pueden transmitirse incluso en el vacío y son capaces de viajar de manera casi ilimitada a través del universo.

Aunque estos fenómenos son muy dispares entre sí, existe un hecho común en todos ellos, y es que la propagación de energía (o «información») a través del espacio se da sin que exista un transporte neto de materia. Otra clasificación divide a las ondas

en *periódicas* y *no periódicas*. En el primer caso, si nos fijamos en un punto concreto de la onda, observaremos que la perturbación sigue un patrón que se repite en el tiempo, a partir del cual se pueden definir magnitudes como el *periodo* —que es el tiempo transcurrido en completar dicho patrón, también llamado ciclo—, la *frecuencia* —el número de ciclos completados por unidad de tiempo— y la *longitud de onda*, que determina la distancia que existe entre dos puntos que presentan el mismo estado perturbativo, y que equivale a la velocidad de propagación de la onda multiplicada por el periodo.

En la Tierra, cualquier organismo vivo necesita comunicarse con su entorno para satisfacer sus necesidades vitales: dónde encontrar comida, cómo huir de los depredadores, con quién reproducirse, etc. Dado que las ondas consisten en la propagación de propiedades físicas del medio, desde muy temprano la constante evolución desarrolló métodos de percepción de las ondas que nos rodean para informarnos sobre lo que tenemos alrededor. Así surgió el conjunto de sensaciones fisiológicas con las que percibimos el mundo que nos rodea: los sentidos.

Es conocido que los seres humanos poseemos un total de cinco sentidos: vista, oído, gusto, olfato y tacto, y todos ellos juegan un papel importante en nuestra supervivencia como especie. No obstante, algunas especies animales, además de poseer los sentidos que nosotros conocemos, con un grado de desarrollo mucho mayor o menor, según cada caso, cuentan con otros sentidos adicionales, relacionados sobre todo con la percepción de campos eléctricos y magnéticos.

De los cinco sentidos que tenemos, hay dos que se basan en la recepción de ondas: la vista y el oído. En el caso de la vista, unos sensores interpretan las ondas electromagnéticas que reciben. Hay que resaltar que aproximadamente el 95% de las especies animales conocidas actualmente poseen un sentido de la vista relativamente desarrollado y, en general, todas ellas son sensibles a un conjunto de longitudes de onda relativamente similares. Ese 95% de especies animales forma parte de un número relativamente bajo de «filos», por lo que todo indica que la visión constituyó una ventaja evolutiva bastante significativa gracias a

la cantidad y a la calidad de la información a la que el organismo es capaz de acceder. En lo que respecta a los seres humanos, se estima que un 70% de los estímulos sensoriales se obtienen a través de la vista.

El otro sentido basado en la recepción de ondas es el oído, cuya capacidad auditiva se basa en la interpretación de ondas de presión que se propagan a través de un medio material, como son el aire, el agua o el suelo. Su presencia en el reino animal es bastante generalizada, pero a diferencia de la vista, el conjunto de longitudes de onda detectables por el oído puede variar muchísimo de un animal a otro. Quizá por su generalización y variabilidad, el origen evolutivo del sentido del oído es aún un tema abierto de debate. Por el contrario, en el caso de la visión sí que parece haber un marco evolutivo consensuado por la mayor parte de la comunidad científica. Lo veremos con más detalle, pero antes entendamos en qué consisten esas ondas y cómo funcionan nuestros ojos.

## LAS ONDAS ELECTROMAGNÉTICAS: ENTRE LO VISIBLE Y LO INVISIBLE

La radiación electromagnética está presente en todas las partes de nuestro universo. No necesita ningún medio material para propagarse, y en el vacío viaja a la velocidad de la luz, es decir a 299 792,5 km/s, un valor que se suele representar con la letra *c*. Este valor constituye, además, un límite superior de velocidades de acuerdo con la teoría de la relatividad de Einstein, de manera que ninguna partícula, por pequeña que sea su masa, puede viajar a una velocidad superior a *c*. La radiación electromagnética puede manifestarse como onda o como partícula, lo que se conoce como *dualidad onda-corpúsculo*, lo cual depende de su rol en la medida o experimento realizado.

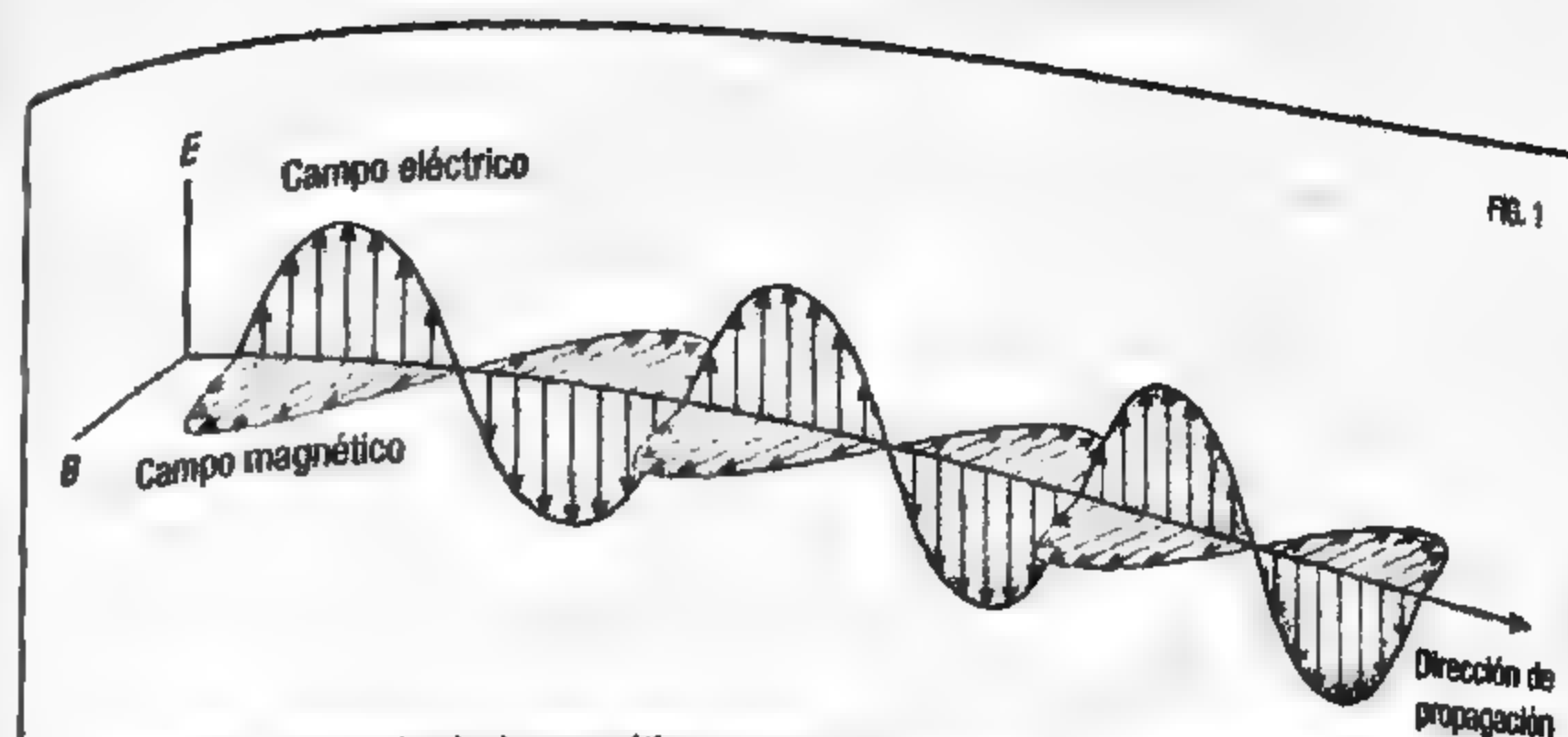
En cuanto a sus propiedades ondulatorias, se trata de una onda doblemente transversal, puesto que lo que se propaga es un campo eléctrico (*E*) y otro magnético (*B*), de modo que sus vectores, además de ser perpendiculares entre sí, también lo son

respecto a la dirección de propagación (figura 1). Mientras que en el vacío su velocidad de propagación es siempre  $c$ , sea cual sea la longitud de onda o la frecuencia, en un medio material esta es menor, y para caracterizarla es necesario definir el *índice de refracción*, que se representa con la letra  $n$ , que no es más que el cociente entre  $c$  y la velocidad observada. Por lo tanto, y por definición,  $n$  es 1 para el vacío y mayor que 1 para cualquier medio material. Por ejemplo, el índice de refracción del agua es 1,33 en la zona visible del espectro, por lo que la luz se propaga en el agua «solo» a unos 225 000 km/s.

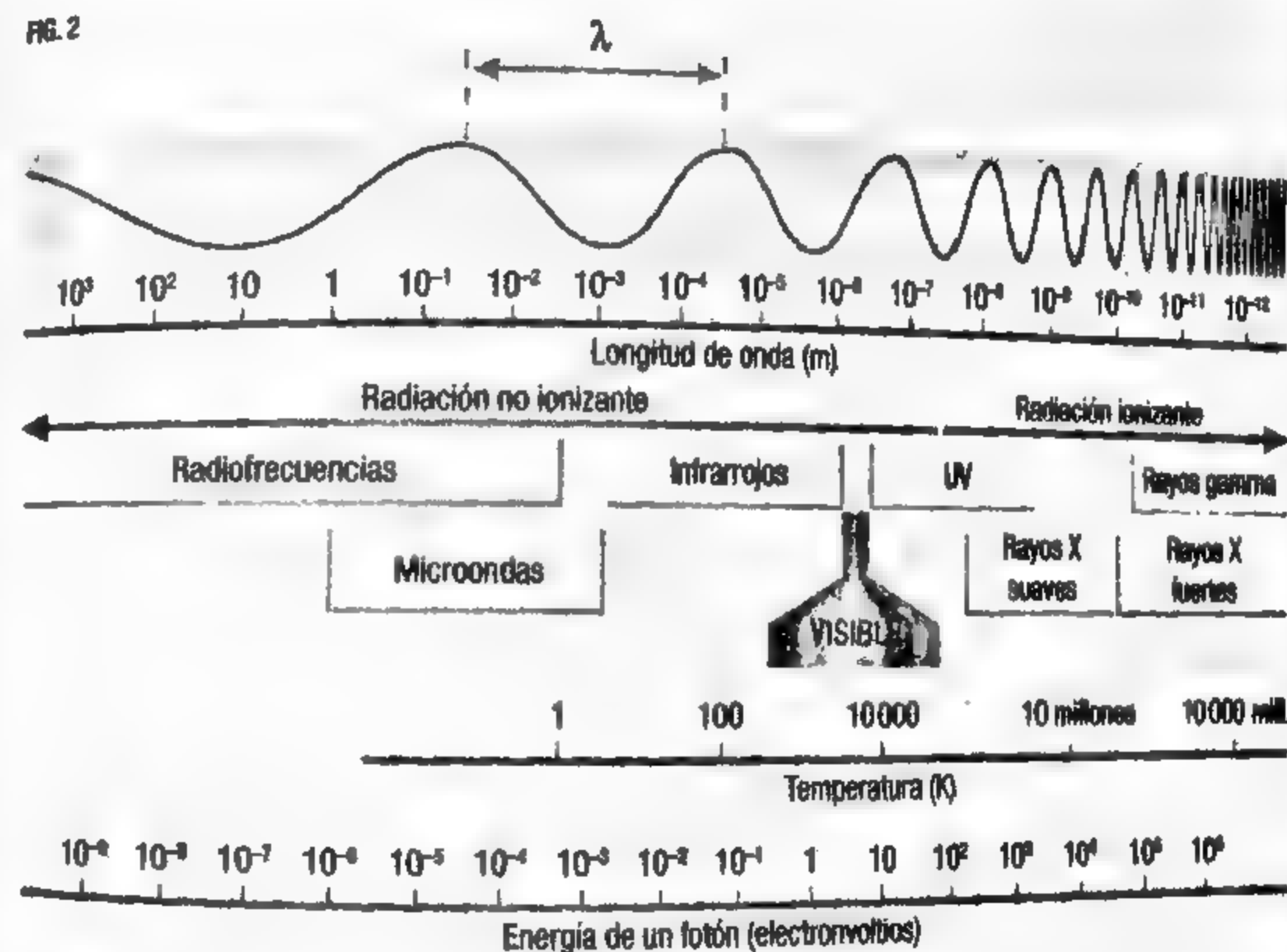
La radiación electromagnética también presenta propiedades corpusculares, algo que se puso de manifiesto por primera vez con el descubrimiento del *efecto fotoeléctrico*. Este fenómeno fue descubierto por el físico alemán Heinrich Hertz en 1887 y explicado matemáticamente por Einstein en 1905, lo que le valió el premio Nobel en 1921. Einstein propuso que la radiación electromagnética intercambiaba su energía con los átomos de los materiales mediante «paquetes» que denominó *cuantos*. Más tarde, al cuanto de luz se le dio el nombre de *fotón*, que es una partícula cuya energía es igual a  $hf$ , siendo  $h = 6,62 \times 10^{-34}$  J·s la constante de Planck, y  $f$ , la frecuencia de la onda electromagnética asociada. Curiosamente, el fotón es una partícula cuya masa es nula y que siempre se desplaza a la velocidad de la luz, sea cual sea su energía.

En el universo, la radiación electromagnética está presente en un amplísimo espectro de frecuencias (véase el esquema del espectro electromagnético, en la figura 2). Las ondas más energéticas corresponden a los denominados rayos X y rayos gamma, cuyas longitudes de onda llegan a ser menores que el tamaño de un átomo y su energía puede ser la suficiente como para arrancar electrones de un átomo. Por este motivo también se conocen como radiación ionizante. La porción menos energética se denomina espectro de radiofrecuencias y sus longitudes de onda pueden llegar a ser más grandes que un estadio de fútbol, incluso de kilómetros.

Entre ambos extremos existe una gama de frecuencias que se conoce como espectro visible, precisamente porque correspon-



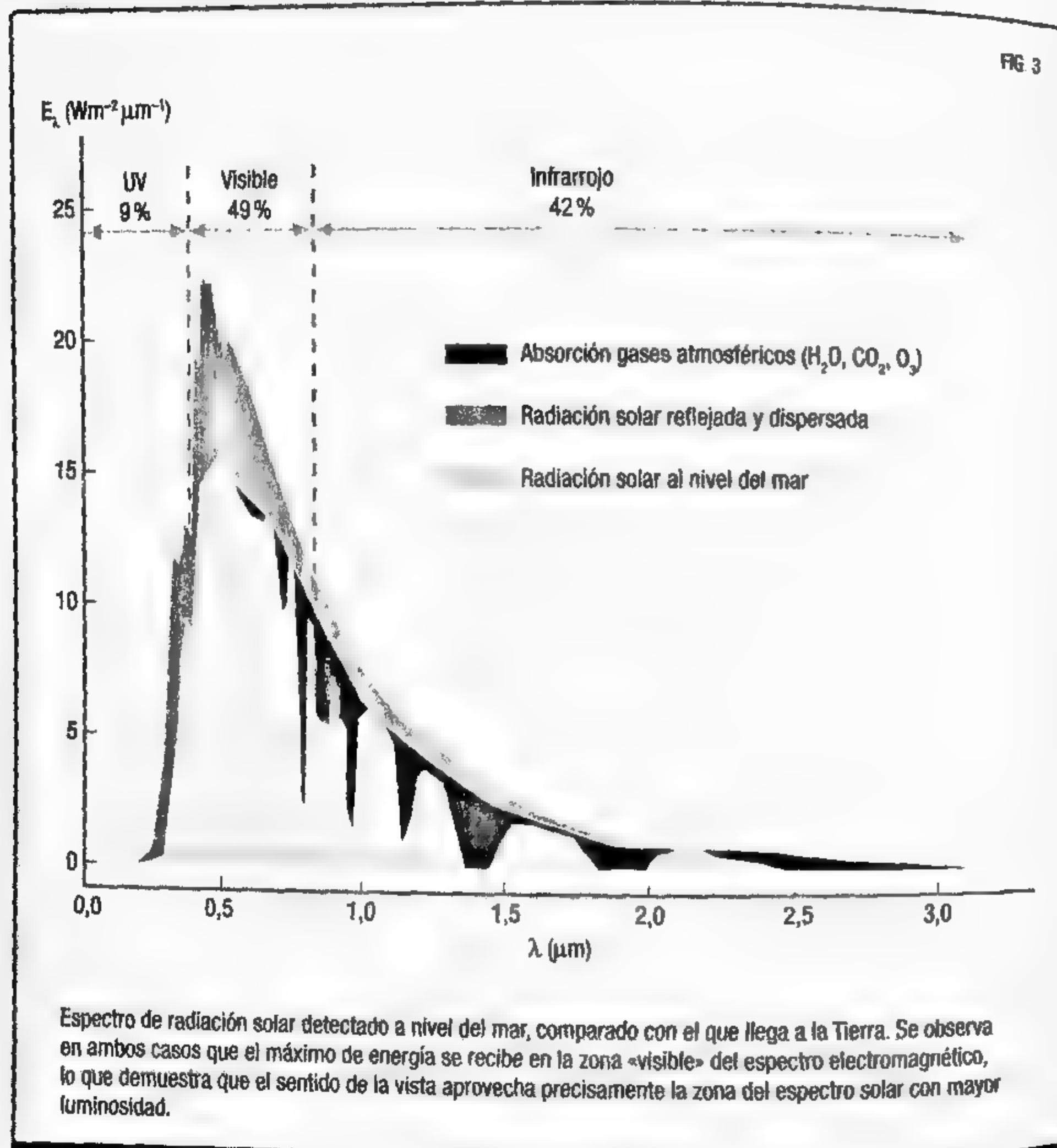
Propagación de una onda electromagnética en la que se observa la perpendicularidad entre el campo eléctrico y el magnético, y la de estos con la dirección de propagación.



Esquema del espectro electromagnético.

de a las longitudes de onda que son visibles por el ser humano. La luz visible comprende una estrecha franja de longitudes de onda de entre 0,39 y 0,75 micras aproximadamente, mientras

que el resto de animales también ve en una banda de frecuencias muy similar. Quizá tenga algo que ver el hecho de que la mayor parte de la radiación solar que nos llega cae justamente en la zona del espectro visible (figura 3). Por lo tanto, el sentido de la vista se encarga esencialmente de transformar la radiación electromagnética recibida en esta zona del espectro en impulsos eléctricos que sean interpretables por el cerebro.

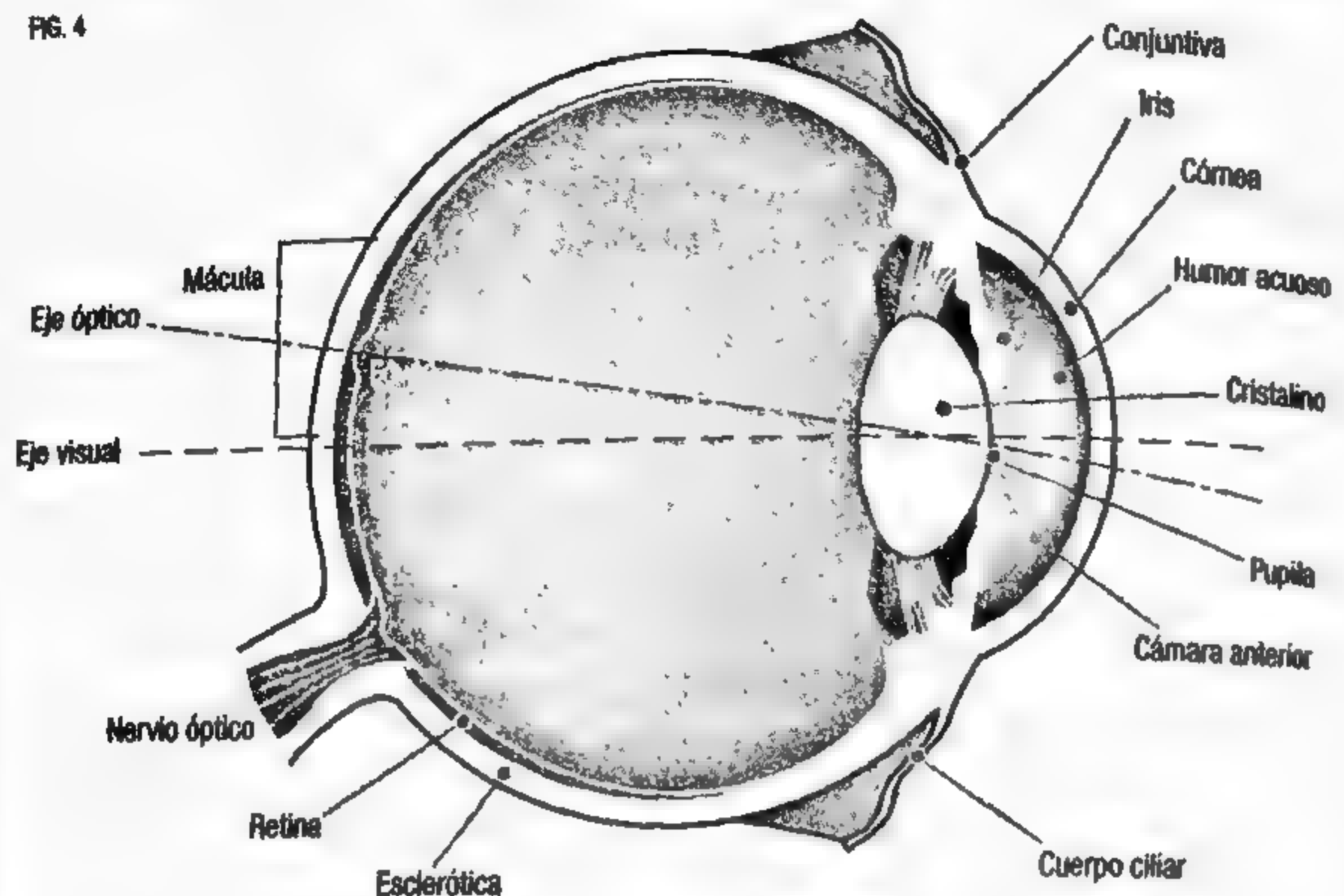


## LA VISIÓN HUMANA: ARQUITECTURA COMPLEJA

Nuestros ojos pueden considerarse una maravilla evolutiva. Sin embargo, aunque los seres humanos, para ser mamíferos, vemos bastante bien, nuestros órganos visuales no son los más evolucionados dentro del reino animal; las aves, entre otros, nos ganan por un amplísimo margen. Eso sí, la complejidad de su diseño es muy notable y precisa, y cada uno de los numerosos elementos que componen su anatomía son piezas imprescindibles para su funcionamiento. Por ello se dice que el ojo es un órgano de complejidad irreducible. Una característica que usan, entre otros, los defensores del creacionismo, para argumentar que el ojo no puede ser el resultado de un proceso evolutivo, sino el fruto de un diseño inteligente. No obstante, hay evidencias evolutivas que, como mostraremos, ayudan a refutar este razonamiento.

La estructura del ojo (figura 4) es muy parecida entre los animales vertebrados y funciona de manera análoga a una cámara fotográfica. Se trata de un esferoide (*globo ocular*) cuyo tamaño puede variar bastante de una especie a otra. En las personas adultas el diámetro aproximado de dicho esferoide es de unos 2,4 cm a lo largo del eje visual, y un poco menor sobre el eje perpendicular. La luz incide a través de una membrana transparente y muy resistente, la *córnea*, que está situada en la parte anterior del ojo, y pasa a través del *iris*, que es una estructura muscular que permite regular la cantidad de luz que entra en el ojo definiendo una abertura circular de tamaño variable que es la *pupila*. El diámetro de este elemento óptico puede variar desde los 2 mm en condiciones de alta luminosidad hasta los 8 mm si la luminosidad es escasa. Justo tras la pupila se sitúa el *crystalino*, que tiene forma de lente biconvexa. Su misión es acomodar el enfoque para que la imagen se forme correctamente en la *retina*, que es la membrana situada en la parte posterior del ojo, en la cual se sitúan las células encargadas de procesar la visión y generar la información visual, que será transmitida al cerebro a través del *nervio óptico*. Toda la estructura del ojo está rellena por dos líquidos con propiedades ópticas similares al agua. El

FIG. 4



Esquema del ojo humano en el que se muestran las partes principales.

*humor acuoso* llena las cámaras anterior (entre la córnea y el iris) y posterior (entre el iris y el cristalino), mientras que el *humor vítreo*, algo más gelatinoso, ocupa todo el espacio entre el cristalino y la retina, dotando de consistencia y forma al globo ocular.

Para que se forme correctamente una imagen de un objeto sobre la retina, es necesario que existan elementos que ejerzan de lentes y concentren esos rayos de luz. Esta tarea la realizan, de manera conjunta, la córnea y el cristalino. La córnea tiene forma de lente convexa y su curvatura es fija, de modo que actúa concentrando en un punto determinado los rayos de luz que llegan. En cuanto al cristalino, su forma es de lente biconvexa, asimétrica, y su curvatura puede ser regulada mediante la acción de los *músculos ciliares*, con lo cual su poder refractivo puede modificarse, permitiendo así la posibilidad de poder en-

focar objetos a diferentes distancias. En estado de relajación, el cristalino adquiere la curvatura requerida para poder enfocar objetos lejanos.

En los animales terrestres la córnea presenta un mayor poder refractivo que el cristalino, debido a los diferentes índices de refracción existentes entre la parte externa de la córnea (aire), la parte interna (humor acuoso) y la propia córnea en sí. El índice de refracción del aire es casi igual al del vacío, por lo que  $n_{\text{aire}} = 1$ . En cuanto al agua, su índice de refracción es  $n_{\text{agua}} = 1,33$ , y en lo que hace referencia a los elementos

ópticos del ojo, el índice de refracción de la córnea es  $n_{\text{córnea}} = 1,38$ , mientras que el del cristalino es  $n_{\text{crist.}} = 1,40$ , con ligeras variaciones debido a su estructura de capas concéntricas en forma de cebolla. Por otra parte, el índice de refracción de los dos humores es casi idéntico al del agua.

En definitiva, podemos observar que solo existe un cambio brusco del índice de refracción entre el aire y la córnea, lo que produce el elevado poder refractivo de esta y adecúa nuestra visión a través del aire. Este hecho explica por qué debajo del agua vemos las cosas de manera borrosa. Y es que el índice de refracción del agua, que es el medio externo en este caso, es muy parecido al de la córnea, lo que provoca que disminuya su poder refractivo. Como en estas circunstancias el cristalino no presenta la suficiente capacidad de enfoque (necesitaría una curvatura mayor), es imposible que nuestra visión sea nítida debajo del agua. Lógicamente, los ojos de los animales acuáticos sí están preparados para ver a través de ella, gracias a la evolución por selección natural. En estos casos, dado que el poder refractivo de la córnea es mucho más limitado, los ojos de estos animales presentan un cristalino mucho más curvado, prácticamente esférico, por lo que su poder refractivo es mayor y permite colocar la imagen de un objeto correctamente sobre la retina.

La dificultad de creer que un ojo, perfecto y complejo, pudo ser formado por selección natural, aunque insuperable por nuestra imaginación, no deberá ser considerada como subversiva de la teoría.

CHARLES DARWIN

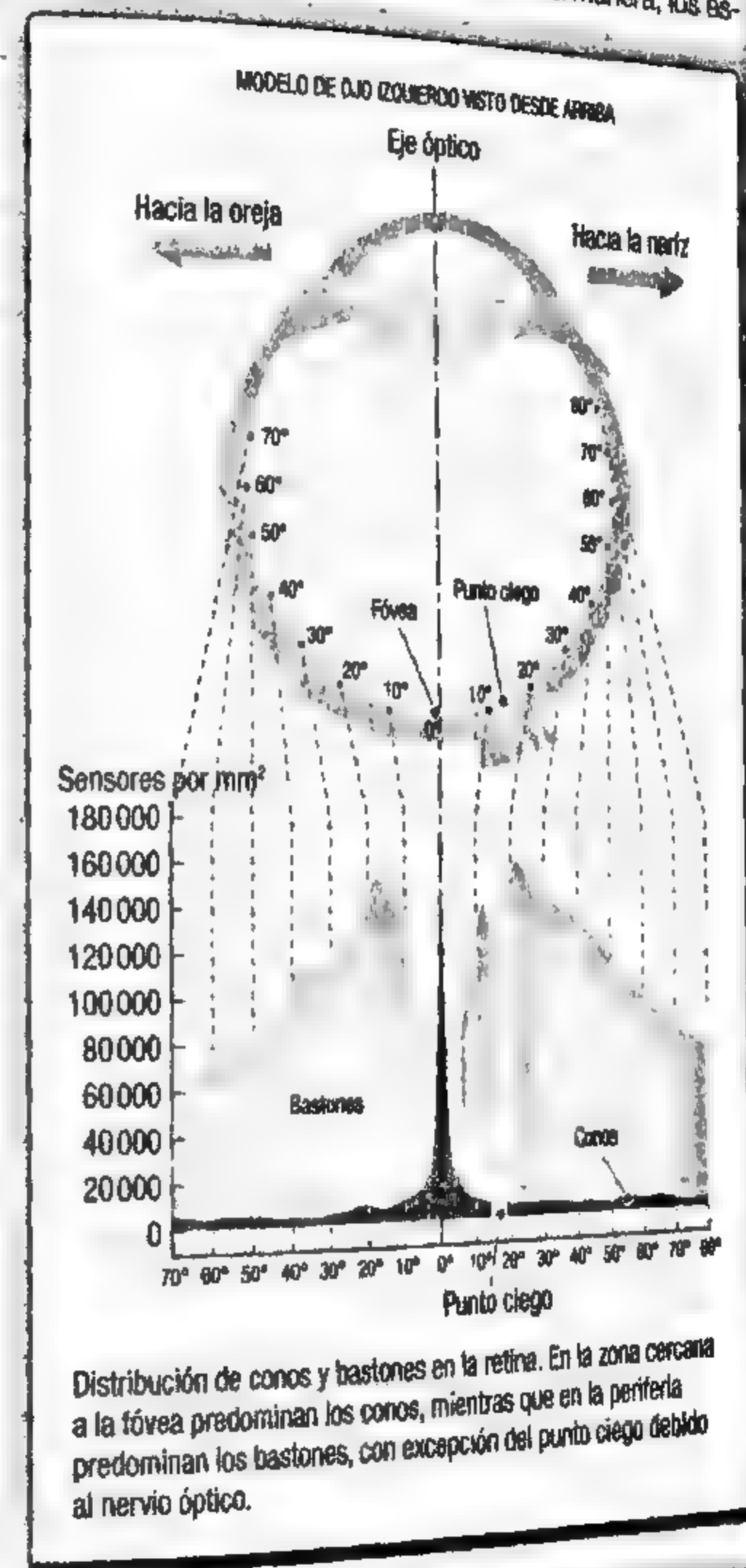
## Las células fotorreceptoras

En esa compleja estructura que constituye el ojo de los vertebrados, cada uno de los elementos funciona de acuerdo con las leyes de la óptica geométrica. Es decir, haciendo uso de la naturaleza ondulatoria de la luz, se logra que la imagen de cualquier objeto se forme sobre la superficie definida por la retina, que es donde se ubican los elementos fotosensibles que generan la información que procesará nuestro cerebro. Ahora bien, ¿cómo traduce la retina esa luz en datos asimilables para el cerebro, o sea, en impulsos nerviosos? La respuesta está en las células fotorreceptoras, en cuyas membranas se alojan unas macromoléculas formadas por la unión de una proteína transmembrana, llamada *opsina*, y un *retinal*, que es una molécula derivada de la vitamina A. A la hora de intercambiar energía la luz se manifiesta como partícula y el retinal es justamente el encargado de absorber un fotón y dar el pistoletazo de salida a un proceso en cadena que termina con la generación del impulso nervioso. Esta molécula puede realizar una transición de dos estados isómeros, pero solo uno de ellos es compatible con la opsina, concretamente el 11-cis-retinal. El otro estado es el trans-retinal. Entonces, cuando un fotón incide sobre el 11-cis-retinal se absorbe, y la energía de este fotón (recordemos que para un fotón la energía es igual a  $hf$ ) permite su transición a trans-retinal, cuya estructura espacial es diferente de la del 11-cis-retinal. Este cambio de forma perturba toda la estructura de la opsina a la que se encuentra unido y, tras una serie de cambios de forma y estructura de esta proteína, el trans-retinal termina siendo expulsado. Esta reacción es la que inicia la cadena de procesos que, finalmente, termina realizando la transducción de luz a impulso nervioso eléctrico. Tras este proceso es necesario restablecer la unión entre la opsina y un nuevo 11-cis-retinal para que la proteína pueda volver a absorber otro fotón (y mantener su sensibilidad de detección). Para ello, existen unas enzimas que catalizan la conversión de las moléculas de trans-retinal que se van produciendo a 11-cis-retinal.

El ser humano, como la mayoría de los animales vertebrados, dispone de dos tipos de células fotorreceptoras: los *conos* y los

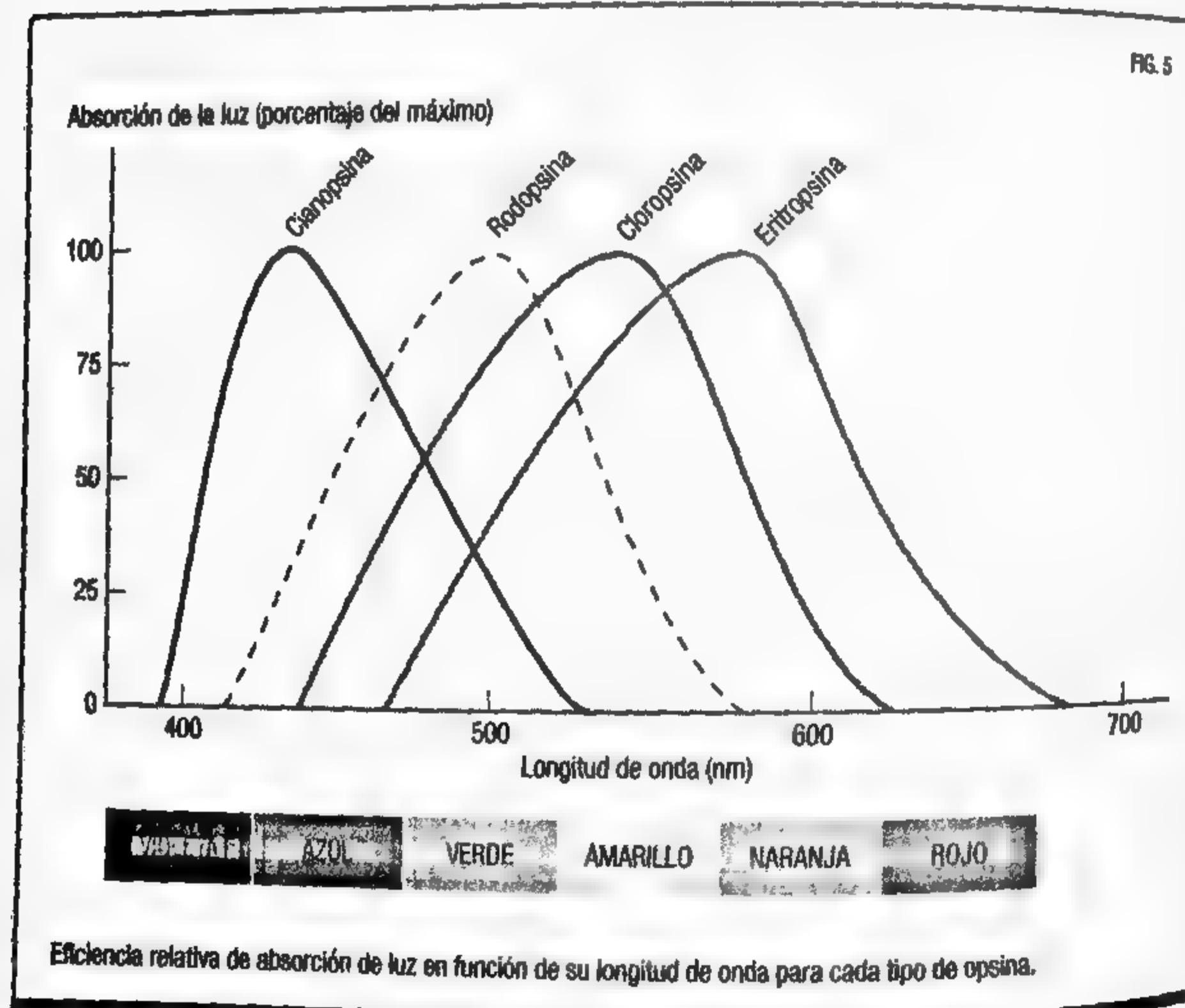
## ¿POR QUÉ A VECES ES MEJOR MIRAR DE REOJO?

Las curvas de eficiencia de absorción junto con la distribución de conos y bastones en la retina, mostrada en la figura adjunta, permiten explicar algunas propiedades conocidas de la vista humana. Por ejemplo, los ojos ven con mayor nitidez si la imagen se enfoca en la fovea, que es lo que ocurre si miramos de frente. En la fovea predominan los conos, los cuales se conectan de forma individual con las células nerviosas. De esta manera, los estímulos producidos por los conos pueden resolverse con mayor resolución espacial. Por el contrario, los bastones se conectan en grupos, lo cual quiere decir que su resolución espacial es menor pero su sensibilidad a la intensidad luminosa es mayor, ya que una misma célula nerviosa recibe señales de varias células fotorreceptoras al mismo tiempo. Por lo tanto, en condiciones de luz tenue vemos esencialmente gracias a los bastones. La visión en estas circunstancias se conoce como *visión escotópica* (en contrapunto a la *visión fotópica*, que tiene lugar, por ejemplo, de día). Este tipo de visión es esencialmente de un tono monocromático azulado y es más sensible si se usa la visión periférica, o sea, si se mira «de reojo». Esta característica de la vista ya era conocida por los astrónomos de la antigüedad, que usaban su visión periférica para poder observar los astros con mayor sensibilidad.



**bastones.** Los bastones tienen opsinas de un solo tipo (*rodopsina*), mientras que hay tres tipos diferentes de conos, según la teoría tricrómica. Unos presentan una proteína del tipo *eritropsina*, que es la responsable de producir la respuesta fisiológica a los colores rojizos. Otros constituyen el segundo tipo, presentan *cloropsina* y se encargan de la percepción de los tonos verdosos. Por último, el tercer tipo corresponde a los conos que tienen *cianopsina* en sus membranas, lo que genera la respuesta a los tonos azul-violáceo.

En la figura 5 se representa la eficiencia de absorción (en escala relativa respecto del máximo) en función de la longitud de onda de la luz recibida para cada tipo de opsina. En esta figura podemos observar que los tonos azulados corresponden a una longitud de onda más corta que la de los tonos verdosos, y a su



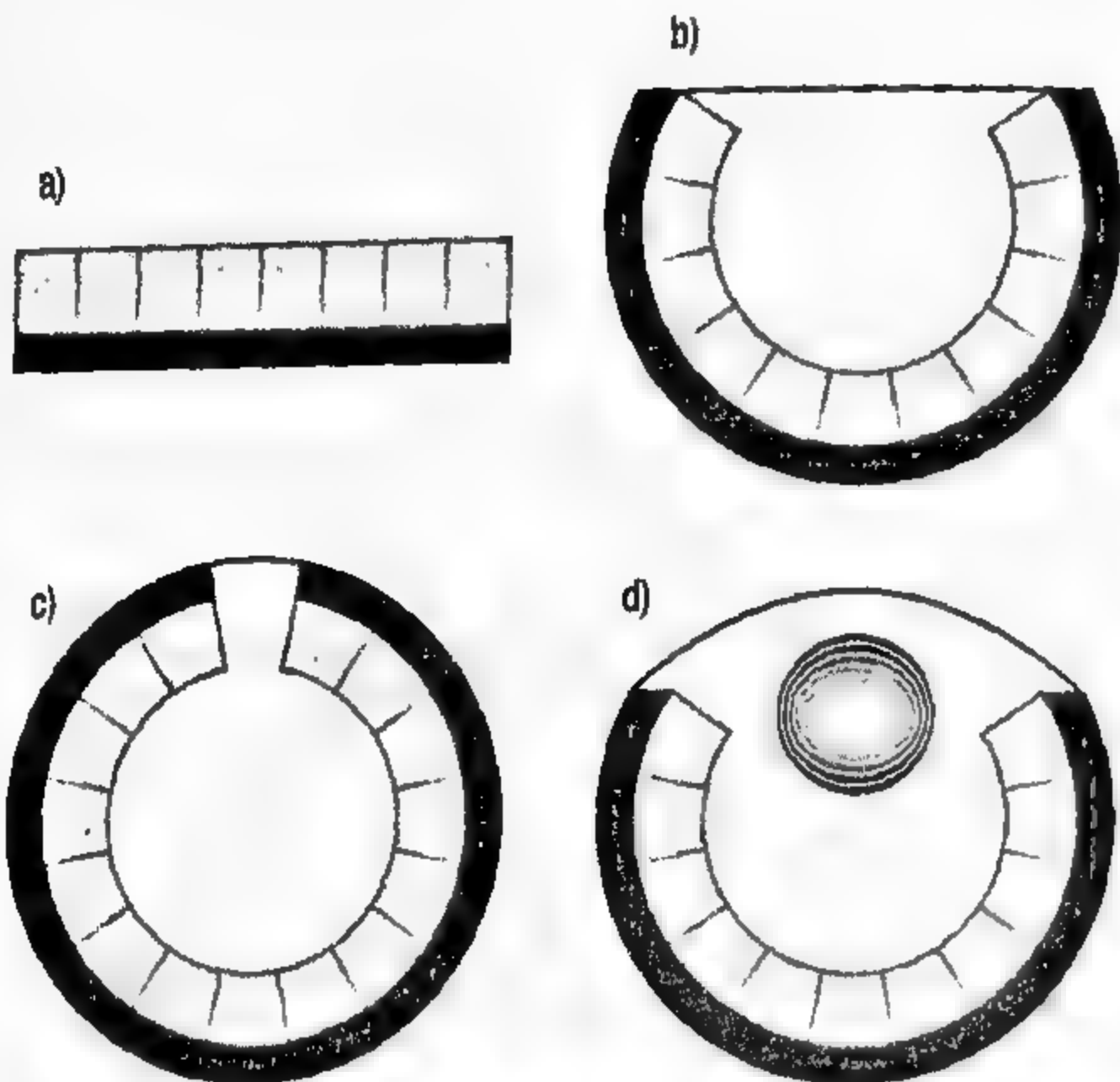
vez la frecuencia de los tonos verdes es menor que la de los rojizos. Si comparamos esta figura con el espectro electromagnético de la figura 2, concluiremos que estas funciones de respuesta son el origen de que nuestro espectro visible sea el que es, y también de la disposición de colores en un arcoíris.

## TEORÍA EVOLUTIVA DE LA VISIÓN ANIMAL

Ya hemos comentado que hubo un tiempo en el que existía cierta controversia entre los defensores de la evolución darwiniana mediante selección natural y los del creacionismo, apoyado en los diseños inteligentes. Los segundos usaban como argumento que no es nada probable que mediante mutaciones genéticas y selección natural se llegue a un órgano tan complejo como el ojo, con un funcionamiento tan preciso desde el punto de vista de la óptica geométrica, en el tiempo transcurrido desde que se inició la vida en la Tierra. Otro argumento de los creacionistas era la falta de evidencias en cuanto a estadios intermedios conocidos del ojo.

Los evolucionistas consiguieron rebatir los argumentos de los creacionistas demostrando que es posible llegar a los ojos de los animales vertebrados siguiendo el proceso evolutivo mostrado en la figura 6. Mediante cálculos basados en algoritmos especializados, se ha demostrado que es temporalmente posible que haya tenido lugar en la Tierra una evolución similar a la propuesta en esta figura. Comenzaría en un *ocelo* (es el nombre dado a los órganos visuales que no llegan a ser considerados «ojos»), que consiste en un mero conjunto plano de células fotorreceptoras que solo es capaz de distinguir la luz de la oscuridad sin saber la dirección del estímulo, hasta producir un ojo como el de los animales vertebrados, en el que las células fotorreceptoras están en el interior del ojo en disposición aproximadamente hemisférica, protegidas tras una membrana, y con un cristalino que permite la visión nítida de objetos en un amplio rango de distancias y direcciones. Como estadio intermedio primitivo se propuso un *ocelo en copa*, que permite averiguar la dirección del estímulo

FIG. 6



La evolución «continua» es posible desde un conjunto de células fotorreceptoras hasta llegar a un globo ocular con cristalino incorporado. En cada paso se gana agudeza visual. En el estado a) solo es posible diferenciar entre luz y oscuridad. En b), las células fotorreceptoras se disponen formando una copa, de manera que es posible determinar vagamente la dirección del impulso luminoso. Si la abertura se cierra, como en c), se imita el funcionamiento de una cámara oscura, ganando en agudeza visual. Por último, en d), la incorporación de un tejido que funcione de manera análoga al cristalino permite el enfoque visual a distancias variables.

luminoso, pero no enfoca objetos. Otro estadio intermedio, de mayor agudeza visual, sería un ojo de tipo *cámara oscura*, en el que las células fotorreceptoras se encuentran protegidas por una membrana que las aísla del exterior, y en la que existe una pequeña abertura o transparencia a través de la cual entra la luz; tal y como ocurre en una cámara oscura, es posible diferenciar algunos objetos con este mecanismo visual.

Demostrada la viabilidad temporal de este modelo evolutivo, quedaba encontrar este tipo de órganos visuales en animales poco evolucionados. Y, en efecto, se pudo poner de manifiesto que algunos anélidos poseen orgánulos visuales que, simplemente, permiten distinguir la luz de la oscuridad, una información que, para ellos, resulta suficiente para encontrar comida. Como ejemplo de animal que posee el ocelo en copa tenemos al gasterópodo del género *Patella*, un animal que vive en zonas interma-

reales. El cefalópodo *Nautilus* posee ojos del tipo cámara oscura, cuyo tamaño es aproximadamente de 1 cm de diámetro y, además, su abertura puede variar de tamaño para regular la luz. Y por supuesto, muchos animales vertebrados conocidos pueden servir de ejemplo de ojo con cristalino, ya sea con mayor o menor agudeza visual que el de los seres humanos.

## OTRAS ESTRATEGIAS DE VISIÓN ANIMAL

La franja del espectro electromagnético visible por los animales es más o menos similar, ya que existen limitaciones físicas que impiden que, por ejemplo, podamos ver rayos X o microondas. No obstante, algunos animales pueden percibir parte del espectro infrarrojo y/o ultravioleta, pero no mucho más allá de lo que los humanos somos capaces de observar (longitudes de onda entre 0,35 y 0,75 micras), debido a dos barreras físicas infranqueables.

En el rango de los rayos X los fotones son ya demasiado energéticos como para ser absorbidos eficientemente por la molécula de retinal presente en la opsina, y su efecto más bien es el de romper o modificar cualquier otra molécula orgánica (recordemos que los rayos X son un tipo de radiación ionizante), de ahí que su uso no controlado sea peligroso. En cuanto a la percepción de fotones que corresponden al infrarrojo lejano o a las microondas, existen dos limitaciones físicas. La primera es que los fotones simplemente no tienen energía suficiente como para provocar la isomerización del retinal. En segundo lugar, sucede que, en el caso de que estos fotones sí fuesen absorbidos por las células fotorreceptoras, los animales homeotermos estaríamos completamente cegados debido a la propia radiación infrarroja que emitimos debido a nuestra propia temperatura. Por lo tanto, evolutivamente no es ventajoso «ver» en esta zona del espectro electromagnético.

Aunque, a pesar de ello, algunas especies del reino animal presentan unas características visuales peculiares. Por ejemplo, algunos animales de sangre fría usan la percepción de ondas

«largas», de la zona del infrarrojo, para localizar animales de los que alimentarse, especialmente aquellos de sangre caliente. La «visión» infrarroja de animales como la serpiente de cascabel y otros reptiles ha sido muy estudiada. Estas especies poseen unos «ojos térmicos» en forma de «hoyos faciales» que son sensibles a la radiación infrarroja externa y reaccionan a perturbaciones térmicas extraordinariamente pequeñas. También algunos insectos, como los mosquitos, chinches y garrapatas, poseen esta «infravisión» que les permite localizar al animal al que van a parasitar.

Las abejas son un ejemplo de visión en el rango del ultravioleta. En concreto, su espectro visible está desplazado con respecto al del ser humano en aproximadamente 0,1 micras, de manera que pueden observar «colores» ultravioleta, pero son ciegas al color rojo. Casualmente las abejas son tricromáticas, como la especie humana, pero construyen sus colores usando el verde, el azul y el ultravioleta. Lógicamente, la imagen fisiológica que construye su cerebro es aún una incógnita. Esta peculiaridad es la que permite a las abejas identificar perfectamente las flores de las que extraer su alimento, aprovechando ciertos contrastes que las flores producen en el ultravioleta.

Algunos animales vertebrados gozan de una extraordinaria visión en situaciones de oscuridad, como es el caso de los gatos. La causa es la existencia de un tejido denominado *tapetum lucidum* en la parte posterior del ojo, que es el causante del característico brillo de ojos de estos felinos en la oscuridad. Este tejido presenta propiedades reflectantes, de manera que contribuye a que aquellos fotones que no fueron absorbidos por un fotorreceptor sean reflejados y puedan, quizá, ser de nuevo detectados. Como resultado, los gatos son capaces de ver con niveles de iluminación seis veces inferiores a los que necesitamos las personas.

Concluiremos este repaso con los animales poseedores del sentido de la vista más desarrollado: las aves. Estas presentan una densidad de fotorreceptores en la retina bastante mayor que la de las personas: en sus foveas se han llegado a medir 65 000 células por  $\text{mm}^2$ , mucho más que las 38 000 que poseemos no-

sotros. La fovea de algunas rapaces, para más inri, puede tener forma de lente para incrementar así la densidad efectiva de los fotorreceptores. El resultado es que su visión a larga distancia puede ser hasta ocho veces mejor que la de los humanos. También las aves son más sensibles a la percepción de movimientos rápidos. Mientras que para los seres humanos un aleteo que se produce a 50 Hz (ciclos por segundo) ya se percibe como una mancha continua, algunas aves pueden llegar a un umbral de resolución temporal cercano a los 100 Hz. Por otra parte, los reptiles, anfibios y peces son tetracromáticos, es decir, que poseen cuatro canales distintos para la recepción de los colores, lo cual les permite ver en algunas frecuencias del espectro ultravioleta.

## EFLUVIO DE VIBRACIONES: LAS ONDAS SONORAS

La sensación fisiológica del *sonido* se produce a partir de la percepción de unas ondas materiales de carácter longitudinal. Concretamente, las ondas sonoras son *ondas de presión* que consisten en la producción de un patrón de fluctuaciones de presión con respecto al valor de equilibrio. Así, se suceden zonas de *compresión*, de presión mayor que la de equilibrio, y de *rarefacción*, de presión menor. Por lo tanto, estas ondas necesariamente se propagan a través de un medio material, que puede ser sólido, líquido o gaseoso, y se generan a partir de un foco que produce un movimiento vibratorio. Mientras que en el aire su velocidad de propagación es de aproximadamente 340 m/s, en el agua es del orden de 1 450 m/s, y en el acero puede llegar a los 5 000 m/s.

Como cualquier onda, el sonido experimenta fenómenos de reflexión y/o refracción al llegar a una superficie que define un cambio de material, por ejemplo, entre el aire y el agua en un estanque. Para conocer qué proporción de la onda se refleja o se transmite es útil calcular una magnitud asociada al material, que se denomina *impedancia acústica*, que se suele representar por la letra *Z*, y es igual al producto de la densidad del material por la velocidad de propagación del sonido. Se pue-

de demostrar con un breve cálculo que, si las impedancias de ambos materiales son parecidas, predomina la transmisión de la onda desde el primer material hacia el segundo; por el contrario, cuanto más diferentes sean ambas impedancias, mayor

Si quieres descubrir los secretos del universo, piensa en términos de energía, frecuencia y vibración.

ATRIBUIDA A NIKOLA TESLA

será el predominio de la reflexión. Es decir, que el aislamiento acústico se consigue interponiendo materiales cuyas impedancias sean de valores muy distintos. Por ejemplo, las impedancias del aire y el agua son tan diferentes que si una onda sonora que viaja por el aire se topa con una superficie de agua, solo se transmite el 0,1 % de la onda, mientras que el resto se refleja. En este sentido, se dice que el agua es un buen aislante acústico respecto del aire.

Para obtener el factor de reflexión y/o transmisión se calcula el cociente de una magnitud asociada a la energía propagada por la onda sonora, concretamente la *intensidad acústica* (símbolo  $I$ ). Esta magnitud se define como la potencia transmitida por unidad de superficie, por lo que se mide en vatios por metro cuadrado ( $W/m^2$ ) en el Sistema Internacional. La intensidad acústica es, además, proporcional al cuadrado de la fluctuación máxima de presión producida por la onda. El ser humano es capaz de percibir intensidades acústicas que van desde los  $10^{-12} W/m^2$  hasta  $1 W/m^2$ , que es donde se sitúa el umbral de dolor. En el aire equivale a fluctuaciones de presión desde los 0,00001 hasta 10 pascuales, lo cual implica que somos capaces de percibir sensaciones acústicas ante variaciones de la presión atmosférica tan pequeñas que solo suponen un  $10^{-12} \%$  de la misma (o sea, la primera cifra distinta de cero tras la coma se sitúa en el duodécimo lugar). Somos capaces de percibir variaciones tan pequeñas que es como si fuésemos capaces de distinguir que nuestro Sol se ha acercado a la Tierra una distancia de apenas 20 cm. Luego esbozaremos el porqué de esta fina sensibilidad a las ondas sonoras.

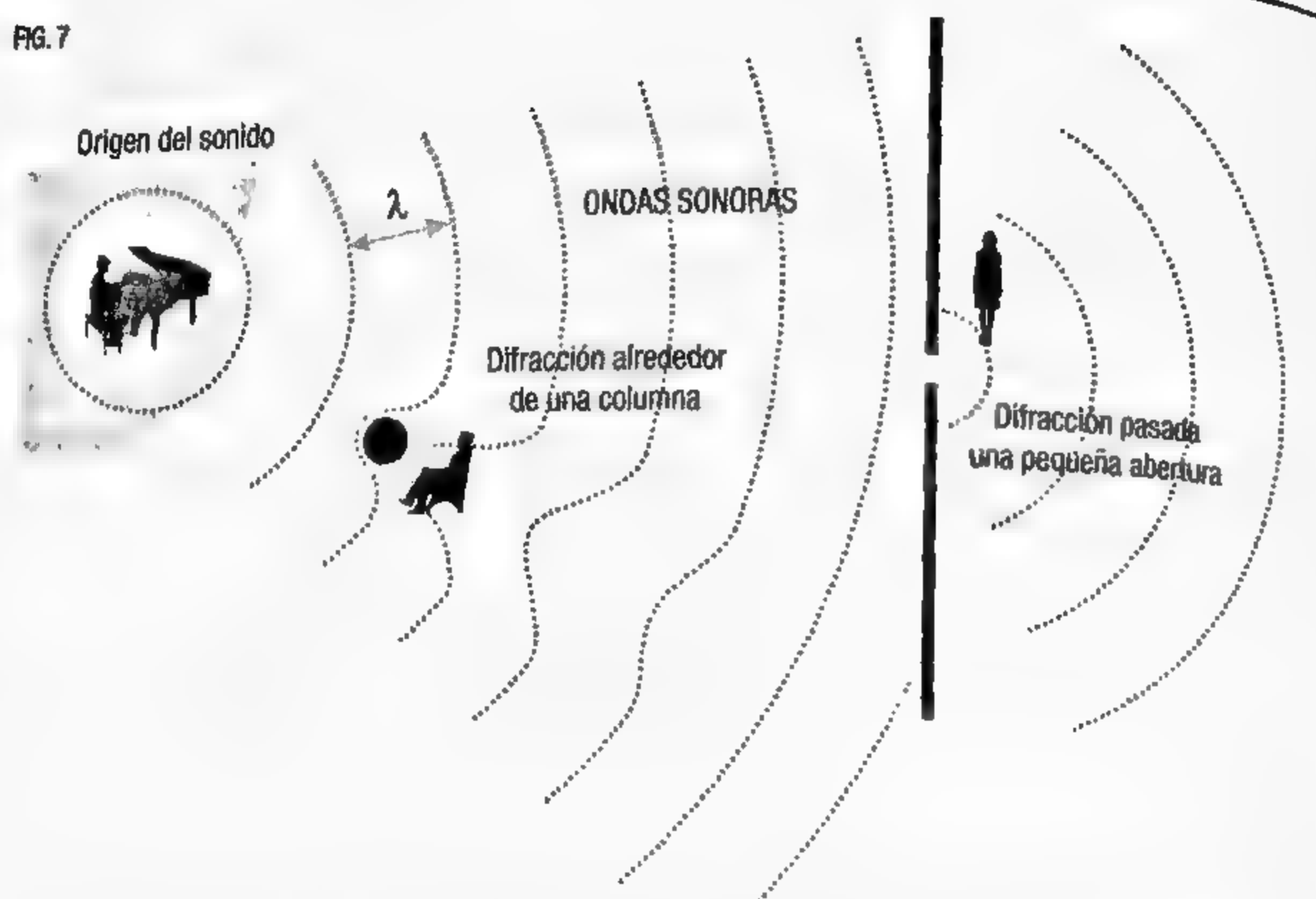
El sonido también se caracteriza, lógicamente, por su frecuencia y longitud de onda, ya que estas son magnitudes universales de las ondas. El espectro audible por los seres huma-

nos va desde 20 hasta 20000 Hz, aproximadamente. En el aire, esto implica que las longitudes de onda percibidas pueden medir desde unos 15 o 20 mm hasta 17 m. Podemos comprobar que estas longitudes son bastante mayores que las correspondientes al espectro visible de la luz (que eran inferiores a la micra), lo que permite que, en el caso del sonido, experimentemos un fenómeno que con la luz es más complicado de observar: la *difracción*.

La difracción es un fenómeno característico de todas las ondas, y consiste en su capacidad de «doblar la esquina» cuando aparece un obstáculo o abertura en su camino. Si el tamaño de dicho obstáculo (o abertura) es mucho mayor que la longitud de onda, el fenómeno de difracción apenas se percibe y la onda continúa sin cambiar su dirección, pero si el tamaño del obstáculo es *similar o menor* a la longitud de onda, el fenómeno de difracción es fácilmente perceptible, de manera que parte de la onda cambia su dirección. Gracias a este fenómeno, es posible escuchar a otra persona que esté detrás de una puerta abierta, aunque no podamos verla a través de la pared. Y ocurre porque la longitud de onda del sonido es mucho mayor que la de la luz (figura 7). Gracias a este fenómeno, el sonido proporciona información complementaria que la vista no nos puede aportar, pero que puede ayudar a que, por ejemplo, un depredador pueda capturar a su presa, o bien permitir que esta última pueda escapar antes de ver a su perseguidor.

Otro fenómeno ondulatorio que se percibe fácilmente con el sonido es el *efecto Doppler*, que consiste en el cambio de frecuencia «percibida» por el receptor cuando este y el emisor se mueven uno respecto del otro. En concreto, si ambos se acercan entre sí la frecuencia percibida es mayor que la emitida; si se alejan, es menor. Aproximadamente, el cambio relativo de frecuencia depende del cociente entre la velocidad relativa emisor-receptor y la velocidad de la onda. En el caso del sonido, que en el aire se propaga a 340 m/s, este efecto se percibe sin problemas en un coche circulando, por ejemplo, a 10 m/s (36 km/h). Por este motivo, siempre escucharemos más agudo el motor de un vehículo cuando se acerca, y más grave cuando se aleja.

FIG. 7



Difracción experimentada por el sonido debido al encuentro de obstáculos y aberturas cuya longitud típica es similar, o incluso menor, que la longitud de onda,  $\lambda$ .

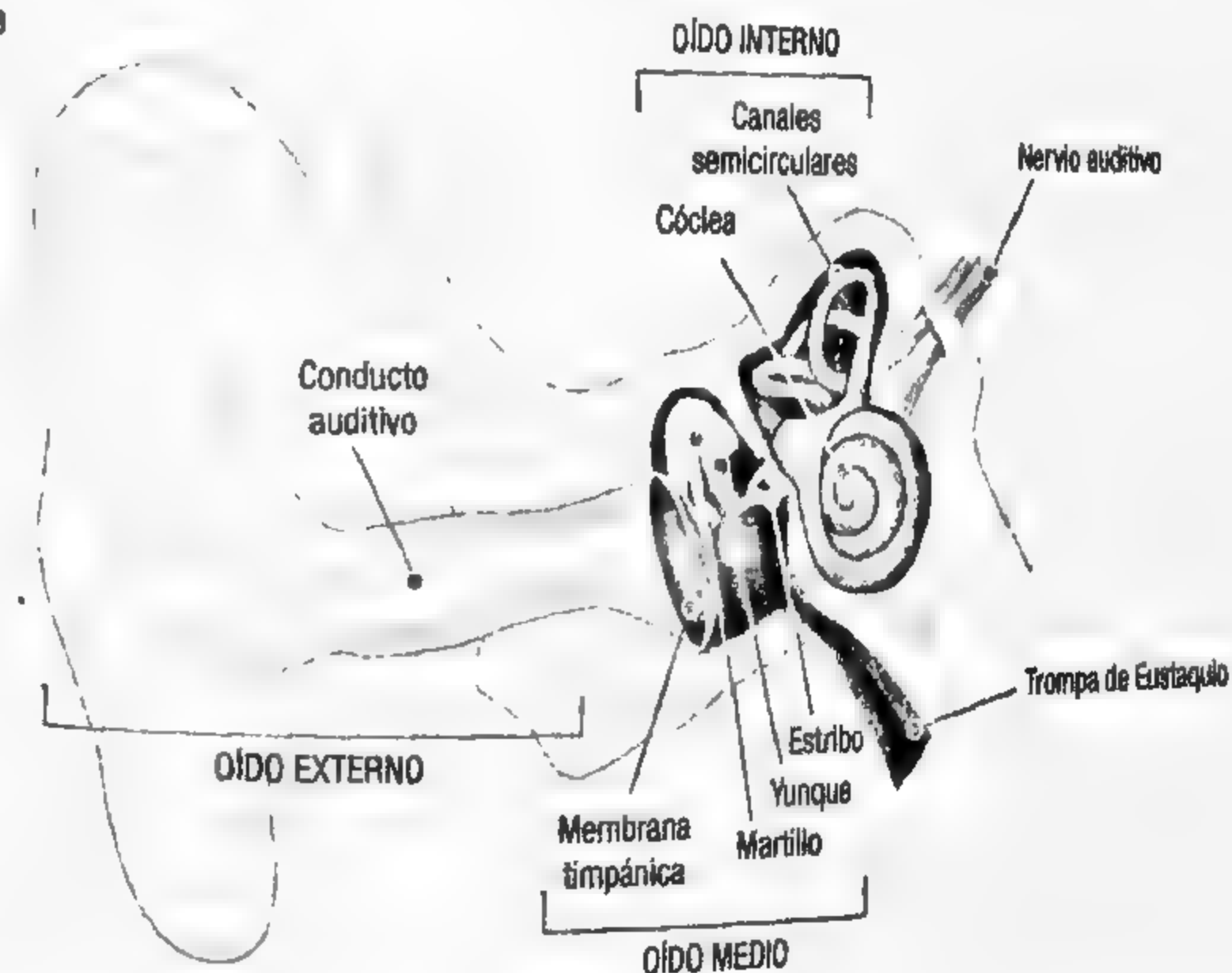
## VIAJE AL INTERIOR DEL OÍDO HUMANO

Desde un punto de vista estructural, el oído humano es similar al de los demás animales vertebrados (en la figura 8 se muestra un esquema de las partes principales que lo componen). Por lo general se divide en tres zonas, denominadas oído externo, medio e interno. El *oído externo* comprende el pabellón y el conducto auditivo, el cual termina en la membrana timpánica, que es el límite entre el oído externo y el oído medio. El *pabellón auditivo* amplifica ligeramente la onda de presión y, además, permite distinguir la dirección de donde proviene el sonido. En el caso de los humanos, sirve sobre todo para distinguir sonidos que vienen desde delante o desde detrás. En muchos animales el pabellón auditivo también puede girar para amplificar el so-

nido desde una dirección determinada. En cuanto al *conducto auditivo*, se trata de una cavidad cilíndrica de unos 3 cm de longitud y unos 0,75 cm de diámetro. Es resonante, lo que significa que amplifica las ondas sonoras cuya frecuencia se encuentra cercana a los 3000 Hz, en base a su geometría. Por lo tanto, a esta frecuencia nuestro oído trabaja de manera más eficiente.

La primera misión del *oído medio* es la de convertir las ondas de presión que llegan a través de la *membrana timpánica*, cuyo diámetro es de unos 10 mm, en otras ondas de presión de mayor magnitud para transmitirse por el oído interno, que comunica con el oído medio a través de la ventana oval, cuyo diámetro es de unos 2,5 mm. Dado que el oído interno se encuentra lleno de un líquido linfático de propiedades parecidas al agua, su impedancia acústica es muy diferente a la del oído medio, que se encuentra lleno de aire, por lo que si las ondas de presión incidieran directamente sobre la ventana oval, se reflejarían en un

FIG. 8



Esquema de un oído humano.

99,9%. Para solucionar este problema de transmisión existe una cadena de tres huesecillos: el *martillo*, el *yunque* y el *estribo*. Su geometría consiste esencialmente en una doble palanca que pivota sobre la articulación del martillo con el yunque y con la que se consigue amplificar, hasta en un factor 20, la amplitud de la onda de presión sobre la ventana oval, lo cual permite que percibamos las pequeñas variaciones de presión comentadas anteriormente. El oído medio tiene además una segunda misión, que es la de proteger el oído interno de los sonidos de gran intensidad. Gracias a unos pequeños músculos se activa una respuesta automática que se conoce como *reflejo timpánico*, el cual actúa modificando la ganancia de presión de la cadena de huesecillos.

El oído interno presenta unos canales semicirculares en los que se encuentran las células nerviosas responsables del equilibrio y un canal helicoidal enrollado denominado *cóclea*. Ambos canales están llenos de un líquido linfático. Desenrollada, la cóclea es como un gusanito de unos 35 mm. Dentro tiene dos membranas que la delimitan, la basilar y la de Reissner, y tres cavidades, el *canal vestibular*, el *canal timpánico* y el *canal medio*. Así, las fluctuaciones de presión recibidas por la ventana oval generan ondas que se transmiten por el líquido linfático del canal vestibular y pasan al canal timpánico, ya que ambos se comunican por el extremo de la cóclea, llamado también *ápex*. Las ondas de presión generadas en el líquido linfático generan vibraciones sobre las membranas y mueven el *órgano de Corti*, que se encuentra dentro del canal medio sobre la membrana basilar. Dentro del órgano de Corti se encuentran las *células ciliadas*, que son las células sensoriales que generan impulsos eléctricos al moverse. Estos impulsos eléctricos son, finalmente, transmitidos al nervio auditivo.

El origen de la evidente distinción fisiológica que existe entre sonidos graves (frecuencias bajas) y agudos (frecuencias altas) fue difícil de explicar hasta que el biofísico húngaro Georg von Békésy (1899-1972) realizó sus cálculos de propagación de ondas dentro de la cóclea. En concreto, Békésy estudió cómo se deformaba la membrana basilar. Las propiedades de esta membrana cambian de manera gradual a lo largo de la cóclea, de manera que su grosor crece hacia el ápex. Békésy estudió con sonidos

de frecuencia pura (como los producidos por un diapasón) las vibraciones producidas en esta membrana, y la conclusión de su trabajo fue que la zona donde la membrana vibraba con mayor amplitud, produciendo un mayor desplazamiento, dependía de forma unívoca de la frecuencia del sonido percibido. En concreto, los sonidos más graves generaban mayor desplazamiento en la zona cercana del ápex, donde la membrana basilar es más gruesa y ancha, mientras que los sonidos más agudos se producían cerca de la base de la cóclea, parte en la que esta membrana es más estrecha. De este modo, el oído humano puede llegar a distinguir frecuencias que difieran en un 0,3%. Este trabajo le valió el premio Nobel de Fisiología o Medicina en 1961.

### ¿Cómo procesa el cerebro el sonido captado por los dos oídos?

Aunque los humanos (y muchos otros animales) no podemos orientar los pabellones auditivos hacia la fuente del sonido, el hecho de poseer dos receptores auditivos permite localizar el origen de un sonido determinado con una precisión angular de unos dos grados. Eso se consigue gracias a que el cerebro está capacitado para procesar automáticamente las diferencias existentes entre las dos sensaciones sonoras que llegan desde cada uno de los oídos, de manera que la localización del emisor se realiza de forma subconsciente. Esta diferenciación se realiza mediante dos métodos.

El primero se basa en el pequeñísimo retardo temporal percibido a ambos lados de la cabeza. El retardo máximo se produce cuando la persona escucha el estímulo de perfil, de modo que, suponiendo que la distancia entre ambos oídos es de unos 17 cm, es fácil deducir que la diferencia temporal máxima es, aproximadamente,  $\Delta t_{\text{máx}} = (0,17 \text{ m}) / (340 \text{ m/s}) = 5 \cdot 10^{-4} \text{ s}$ , o sea, 0,5 ms. Aunque parece pequeña, esta diferencia de tiempos es suficiente como para ser discriminada por nuestro cerebro. Este método funciona mejor a medida que la cabeza se hace más grande, ya que el retardo aumenta. Por este motivo, los animales pequeños, como los ratones, localizan al emisor de otra forma. En este caso, se activa

el efecto de *sombra acústica* que produce la cabeza, que provoca que la intensidad acústica sea menor en el oído ubicado en el lado opuesto al emisor. La impedancia acústica de la cabeza es similar a la del agua, por lo que el factor de transmisión no es demasiado alto si se escucha a través del aire. Ahora bien, la sombra acústica se manifiesta si la longitud de onda del sonido es bastante menor que el tamaño de la cabeza, ya que, de lo contrario, el sonido conseguiría envolver la cabeza hasta llegar al oído opuesto gracias a la difracción. En el caso de los humanos, suponiendo un diámetro de la cabeza entre 15 y 20 cm, se deduce rápidamente que la difracción contribuye significativamente a la acústica del oído opuesto a frecuencias por debajo de 1500 Hz. De este modo, un tono agudo emitido a 10000 Hz puede llegar a percibirse con una diferencia de intensidad de 20 dB entre ambos oídos, pero un sonido emitido a la frecuencia de la nota Do central (261,6 Hz) se percibiría casi con la misma intensidad en ambos oídos. Como ya hemos comentado, los mamíferos de pequeño tamaño usan este método preferentemente. Aunque en estos casos la difracción ya contribuye significativamente a frecuencias más altas (recordemos que la longitud de onda debe ser más pequeña), esto lo compensan mediante la percepción de sonidos aún más agudos que los que los humanos podemos percibir (los *ultrasonidos*).

El hecho de que nuestra percepción a través del oído esté «calibrada» para el uso en aire es lo que provoca que los humanos no podamos encontrar la posición del emisor si escuchamos bajo el agua. En esa situación el primer método pierde fiabilidad, puesto que al ser la velocidad de propagación casi 4,5 veces mayor, el retardo con el que la onda llega al oído más lejano es menor justo en ese factor. Y el segundo no funciona por el hecho ya comentado de que la impedancia acústica de la cabeza es similar a la del agua, lo que provoca que el efecto de sombra acústica desaparezca.

## APLICACIONES ULTRASÓNICAS

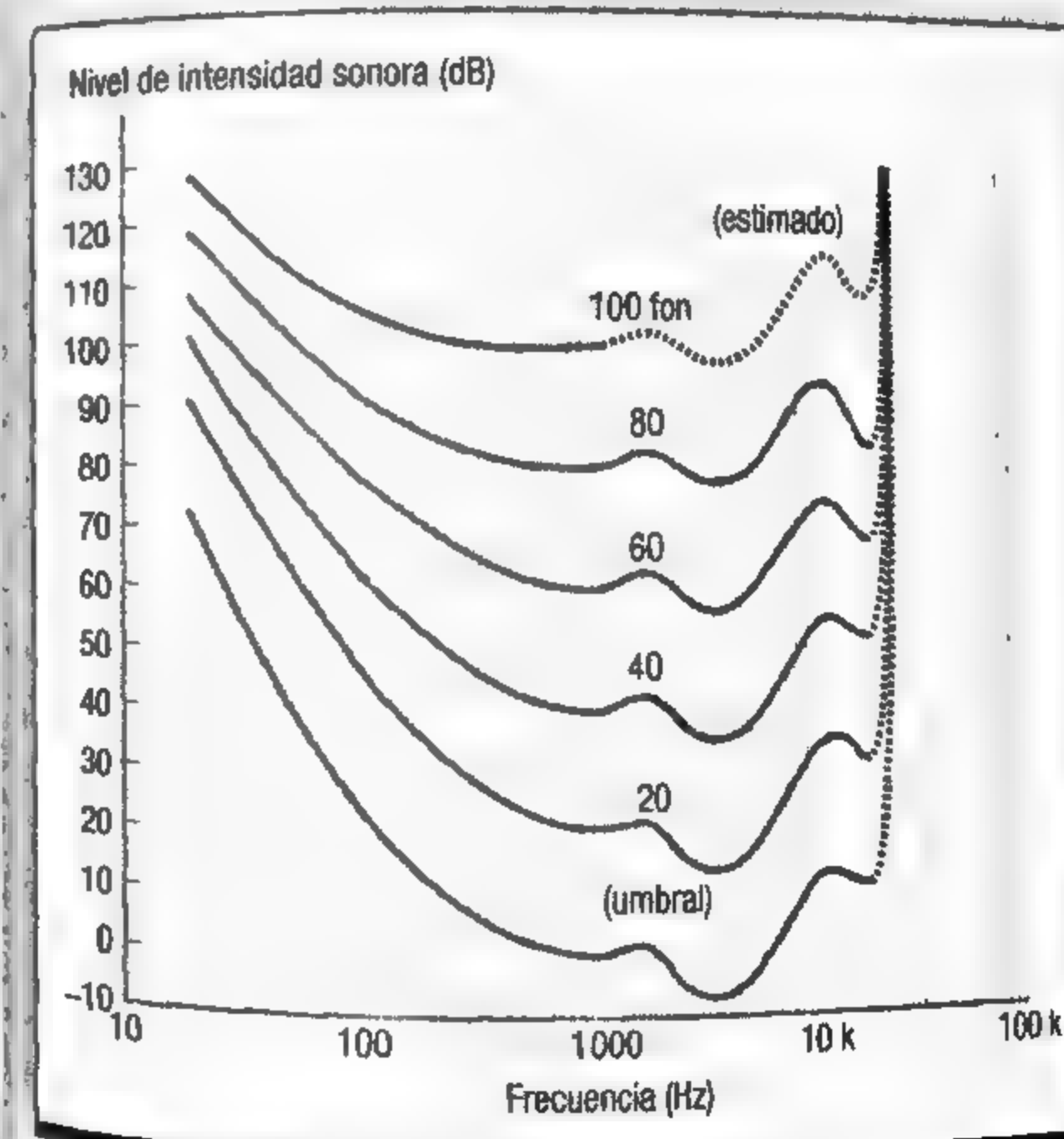
Aunque los órganos sensoriales auditivos del ser humano presentan un notable grado de desarrollo, su detección de ondas

## CURVAS ISOFÓNICAS: DECIBELIOS Y FONES

La respuesta fisiológica al sonido es más bien de tipo logarítmico, tal como pone de manifiesto el hecho de que somos capaces de percibir sonidos cuya intensidad puede variar hasta  $10^{12}$  veces, pero claramente la sensación percibida no se amplifica por dicho factor. Por este motivo se suele usar la magnitud conocida como *nivel de intensidad acústica*, representado por el símbolo  $\beta$  y cuya unidad es el bel, en honor al científico escocés Alexander Graham Bell (1847-1922), prolífico inventor que, entre otras muchas cosas, y espoleado por el hecho de que su madre y su esposa eran sordas, hizo muchas investigaciones sobre el oído y experimentos con aparatos de audición. No obstante, la unidad más común es el decibelio (dB). El nivel de intensidad en dB se obtiene a partir de la intensidad acústica,  $I$ , mediante la expresión

$$\beta = 10 \log_{10} \left( \frac{I}{10^{-12} \text{ W/m}^2} \right)$$

por lo que el umbral audible corresponde a 0 dB, y el de dolor, a 120 dB. Resulta evidente que la respuesta del oído no es igual de eficiente en todas las frecuencias audibles, y ya en la primera mitad del siglo XX se iniciaron los primeros estudios de psicoacústica para cuantificar la sensación acústica o sonoridad, cuya unidad es el fon. Las primeras curvas isofónicas fueron calculadas por los físicos



Harvey Fletcher y Wilden A. Munson en 1930, y luego recalculadas por D.W. Robinson y R.S. Dadson en 1956. Las curvas isofónicas vigentes (mostradas en la figura, donde la escala de frecuencias es logarítmica) se calcularon según el estándar ISO 226:2003, y ponen de manifiesto que las mejores prestaciones de nuestro oído se consiguen a frecuencias próximas a los 3000 Hz, tal y como se deduce de sus características físicas.

sonoras se limita al rango definido desde los 20 Hz hasta los 20 kHz, de manera que se pueden definir como *infrasonidos* a las ondas de presión cuya frecuencia sea menor de 20 Hz, y como *ultrasonidos* a aquellas cuya frecuencia está por encima de los 20 kHz. En la naturaleza hay muchísimos animales que son capaces de percibir ultrasonidos, entre ellos el perro (cuya frecuencia máxima audible oscila entre 35 y 80 kHz), el gato (hasta 65 kHz), el ratón (80 kHz), el murciélago (150 kHz) y el delfín (150 kHz). En algunos casos el hombre ha sabido aprovechar esta propiedad mediante el uso de silbatos «silenciosos» que emiten ultrasonidos que pueden ser útiles, por ejemplo, en el adiestramiento de perros.

Los ultrasonidos presentan longitudes de onda menores que 17 mm a través del aire, lo cual les permite viajar en línea recta a través de obstáculos sin presentar patrones de difracción. Efectivamente, su pequeña longitud disminuye el impacto producido por la difracción, que ahora solo se manifestaría significativamente con objetos muy pequeños. Es más, a mayor frecuencia ultrasónica, mejor direccionalidad se consigue en su propagación. En la naturaleza, el animal que mejor aprovecha esta propiedad del ultrasonido, sin lugar a dudas, es el murciélago. Dotados de una baja agudeza visual, los murciélagos han superado esa carencia gracias a un fenómeno denominado *ecolocalización*, que les permite volar y capturar insectos en la oscuridad con una destreza impresionante.

La ecolocalización de los quirópteros consiste en la emisión de pulsos de ultrasonido que perciben en forma de eco cuando estos «rebotan» en los obstáculos. Cuando la señal retorna, su cerebro procesa la información sobre la distancia y tamaño a la que se hallan esos obstáculos o posibles presas. Dado que son capaces de emitir pulsos con frecuencias de 120 kHz, su longitud de onda en aire es de solo 3 mm y esto les permite detectar en el espacio los ecos producidos por finos alambres de 0,1 mm de diámetro. Los murciélagos emiten pulsos de varias características. Uno de los tipos más estudiados consiste en la emisión de un pulso de apenas 0,003 s de duración a intervalos de 0,070 s. Teniendo en cuenta la velocidad del sonido en el aire, este espa-



La ecolocalización es empleada por diversos grupos animales, como los quirópteros o los cetáceos, como medio para reconocer su entorno. El delfín (imagen superior) emite impulsos sonoros haciendo pasar el aire desde la cavidad nasal a través de unas estructuras denominadas «labios sónicos», y es modulado por el «meión», un órgano graso situado en la concavidad del cráneo del delfín. El eco es recibido por la mandíbula inferior y pasa al oído interno del animal. Los ultrasonidos encuentran una de sus aplicaciones en el sonar, con el que es posible reconocer objetos sumergidos o el propio fondo marino, como se observa en la imagen inferior, correspondiente a la dorsal del Pacífico este.

ciado temporal entre pulsos les permite detectar el eco de objetos situados a unos 10 m de distancia sin interferir con la emisión del siguiente pulso.

El ser humano ha desarrollado numerosas aplicaciones basadas en ultrasonidos, producidos mediante aparatos basados en la *piezoelectricidad*, que es una propiedad que presentan ciertos cristales, como el cuarzo. La piezoelectricidad es un fenómeno por el cual un campo eléctrico variable aplicado sobre el cristal induce deformaciones físicas sobre este, como si hubiese sido presionado o estirado. De este modo, si a un cristal de cuarzo se le aplica un campo eléctrico alterno a frecuencia superior a 20 kHz, sufrirá un patrón de deformación con la misma frecuencia temporal. Esto mueve las moléculas de aire en contacto con su superficie, y produce una onda sonora a esa misma frecuencia, que sería un ultrasonido. Curiosamente, la piezoelectricidad también se manifiesta a la inversa. Es decir, que una presión variable aplicada sobre un cristal de cuarzo induce un campo eléctrico variable a lo largo del cristal. Por lo tanto, los receptores de ultrasonidos también presentan un material piezoeléctrico.

La aplicación más antigua que se conoce es el *sonar*, que es un sistema de ecolocalización similar al del murciélago (que es una especie de sonar biológico) y que usan los barcos con objetivos diversos, como estimar la profundidad del mar, sondear el suelo marino (véase la imagen inferior de la página anterior) y localizar bancos de peces. También en el ámbito militar lo usan, por ejemplo, los buques cazaminas.

Pero sin duda en el campo donde se hace un mayor uso de los ultrasonidos es la medicina. La técnica más conocida basada en ellos es la *ecografía*, que se basa en la detección de los pulsos ultrasónicos reflejados en las superficies de los órganos, ya que la velocidad de propagación y la impedancia acústica varían ligeramente de un órgano a otro. Gracias a la ausencia de difracción, se pueden reconstruir órganos internos hasta un nivel de detalle del orden del milímetro. En el diagnóstico por ecografía también es característico el uso de un gel sobre la piel del paciente cuya misión es minimizar el cambio de impedancia acústica que hay entre el aparato y la piel para maximizar la transmisión del ultra-

sonido al interior. Además, esta técnica funciona con intensidades acústicas muy bajas (apenas unos  $\text{mW/cm}^2$ ), de ahí que sea totalmente inocua para el paciente y se use para observar un feto en gestación en lugar de rayos X por motivos que se discuten en el próximo capítulo.

Cabe destacar la *ecografía Doppler*, que combina la recepción de ecos de pulsos ultrasónicos con el efecto Doppler comentado anteriormente. Por ejemplo, para medir la velocidad de la sangre en los vasos sanguíneos se emiten pulsos de una frecuencia determinada que son dispersados por las propias células de la sangre. Estas ondas sonoras dispersas son recogidas de nuevo por el aparato y, mediante un análisis de frecuencias recibidas, se puede determinar si el flujo sanguíneo es correcto o si, por el contrario, presenta anomalías que puedan ser causadas por una obstrucción en el vaso sanguíneo o un mal funcionamiento del corazón.

En cuanto a terapia, la técnica ultrasónica más conocida quizá sea la denominada *litotricia extracorporal por ondas de choque*, o sea, la pulverización de piedras o cálculos en el aparato urinario o en la vesícula biliar mediante técnicas no invasivas. En concreto, se hace incidir una onda ultrasónica de alta intensidad (varios  $\text{W/cm}^2$ ) sobre la zona donde está la piedra que provoca en ella una repentina vibración que puede llegar a romperla. Otra técnica de terapia es la generación de calor en tejidos y órganos internos del cuerpo, la cual puede resultar de utilidad, por ejemplo, a los fisioterapeutas, para promover la relajación muscular, la regeneración de tejidos y la analgesia. En este caso, los ultrasonidos inducen rápidas agitaciones (la frecuencia suele ser del orden de  $10^6$  Hz) en las moléculas de la zona a tratar que provoca un aumento de temperatura localizado.

## **La radiación invisible**

Aunque no podamos percibir las, todos los seres vivos existimos bajo la influencia de diferentes formas de radiación. Su descubrimiento posibilitó el desarrollo de tecnologías beneficiosas para la humanidad, pero algunas, usadas de manera maliciosa o descontrolada, pueden ser muy perjudiciales para la vida.

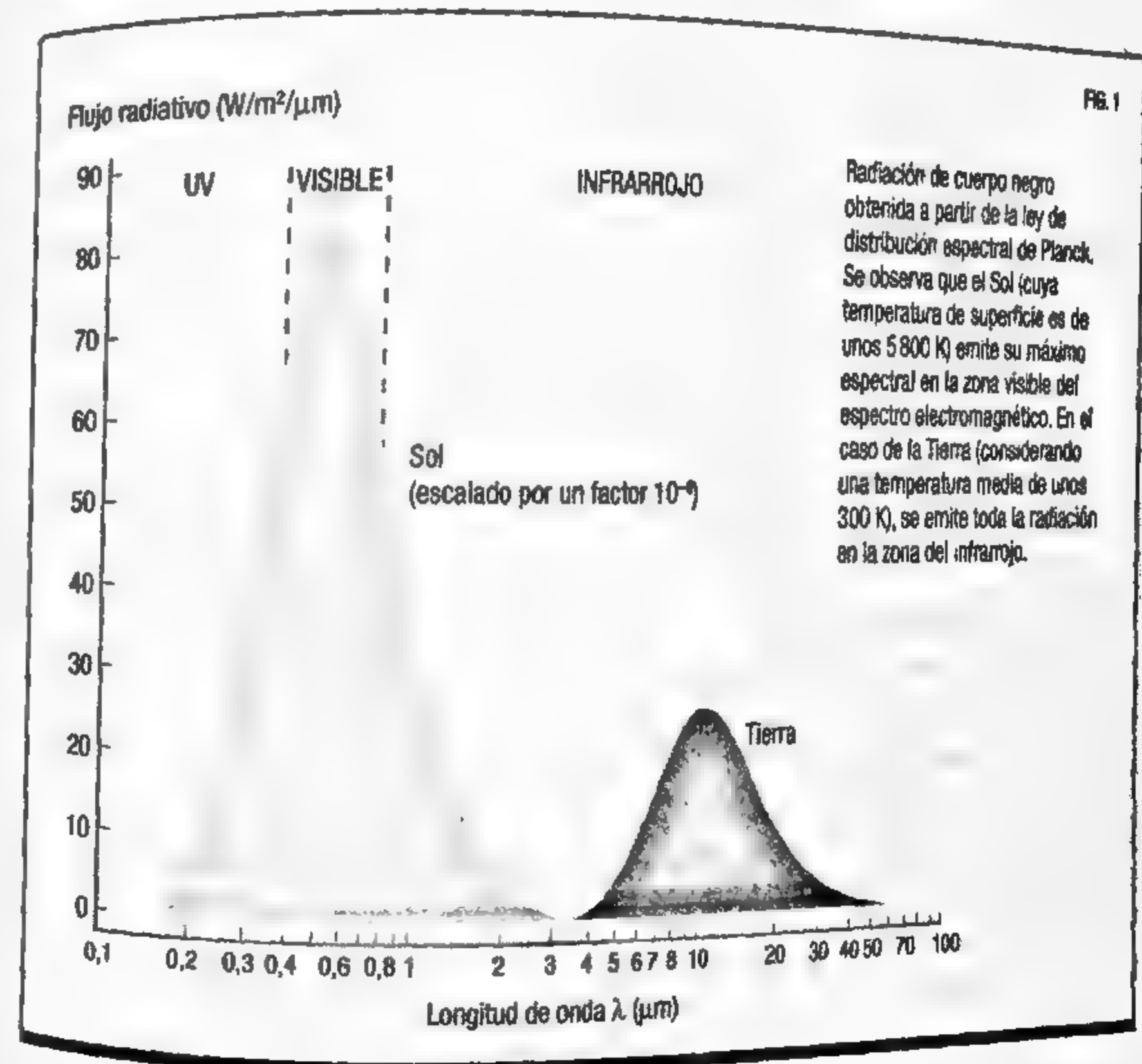
Ya sabemos que la radiación electromagnética está presente en nuestro entorno con una gama de frecuencias muy amplia y que, de toda esta gama, una banda de frecuencias relativamente estrecha (en comparación con el resto del espectro) define nuestra «luz visible». A estas frecuencias, la energía asociada al fotón es justo la necesaria para catalizar esa transformación isomérica del retinal que, como ya hemos contado, desencadena el mecanismo generador del impulso nervioso asociado con el sentido de la visión. Pero sabemos igualmente que la radiación electromagnética está también muy presente en nuestro entorno a frecuencias que no somos capaces de ver. En función de la zona de frecuencias que se trate (o su equivalente en longitudes de onda), el espectro electromagnético se conoce con un nombre determinado. Así, las frecuencias más bajas (y, por tanto, menos energéticas) se denominan ondas de radio o *radiofrecuencias*; a estas le sigue el espectro de *microondas* y, posteriormente, se hallan las zonas de radiación infrarroja, visible y ultravioleta, de las que ya hemos comentado algunas características. Por último, el rango de mayor energía (y frecuencia) corresponde a los rayos X y rayos gamma, respectivamente. Los límites aproximados de

cada intervalo se proporcionan en la siguiente tabla, en función de la frecuencia, longitud de onda y energía del fotón:

Zona del espectro	Rango de frecuencias	Longitud de onda	Energía del fotón
Radiofrecuencias	$< 10^9$ Hz (= 1 GHz)	$> 30$ cm	$< 4 \cdot 10^{-6}$ eV
Microondas	1-300 GHz	30 cm-1 mm	$4 \cdot 10^{-6}$ -0,001 eV
Infrarrojo	300 GHz- $3,84 \cdot 10^{14}$ Hz	1 mm-0,78 $\mu$ m	0,001-1,6 eV
Luz visible	$3,84 \cdot 10^{14}$ - $7,89 \cdot 10^{14}$ Hz	0,78 $\mu$ m-0,38 $\mu$ m	1,6-3,3 eV
Ultravioleta	$7,89 \cdot 10^{14}$ - $3 \cdot 10^{16}$ Hz	0,38-0,01 $\mu$ m (= $10^{-8}$ m)	3,3-120 eV
Rayos X	$3 \cdot 10^{16}$ - $3 \cdot 10^{19}$ Hz	$10^{-8}$ - $10^{-11}$ m	120- $1,2 \cdot 10^5$ eV (= 120 keV)
Rayos gamma	$> 3 \cdot 10^{19}$ Hz	$< 10^{-11}$ m (= 0,01 nm)	$> 120$ keV

Otro criterio de clasificación, el más importante en el tema que nos ocupa, hace referencia a la capacidad que tiene la radiación de romper enlaces químicos en las moléculas presentes en los seres vivos, a consecuencia de lo cual estas dejarían de ejercer su función. En los parámetros de la radiación electromagnética, esta propiedad depende de la energía del fotón. Si este es lo suficientemente energético, se habla de *radiación ionizante* y, en caso contrario, de *radiación no ionizante*. Típicamente, el límite inferior para la radiación ionizante está en torno a los 10 eV, que es un valor muy cercano a la energía de ionización necesaria para ionizar («arrancar un electrón») una molécula de agua, que es igual a 12,6 eV (recordemos que 1 eV equivale a  $1,6 \cdot 10^{-19}$  J, que es la energía cinética adquirida por un electrón producida por una diferencia de potencial eléctrica de 1 V). Por lo tanto, los rayos gamma, los rayos X y la zona más energética del ultravioleta constituyen formas de radiación ionizante y, como tales, es de esperar que produzcan alteraciones significativas en los seres vivos.

Parte de la radiación electromagnética «invisible» es de origen natural. Por ejemplo, el Sol emite una porción importante de su espectro tanto en el rango ultravioleta como en el del infrarrojo. Y tanto la Tierra como los seres vivos, por el mero hecho de estar a una temperatura determinada, emitimos radiación infrarroja. Partiendo de la base de que la superficie del Sol está a una temperatura aproximada de 5800 K (unos 5500 °C), y la de la Tierra, a unos 300 K (27 °C), tanto la radiación espectral solar como la terrestre se pueden reproducir mediante la *ley de distribución espectral de Planck* (figura 1), propuesta por el físico alemán Max Planck en 1901. El logro más importante de esta teoría fue que consiguió explicar el espectro de emisión de radiación de un *cuerpo negro* —un hipotético cuerpo que absorbe toda la radiación que le llega— a todas las frecuencias, evitando así el



problema de «catástrofe ultravioleta» que sufría la teoría clásica del electromagnetismo vigente hasta esa fecha, en base a la ley de Rayleigh-Jeans, según la cual un cuerpo en equilibrio térmico con el ambiente radiaba una energía infinita. Los resultados de la ley de Planck fueron tan relevantes que sentaron las bases iniciales del desarrollo de la mecánica cuántica en los años posteriores. Por ello, Max Planck fue galardonado con el premio Nobel de Física en 1918.

## UNA TIERRA CONSTANTEMENTE RADIADA

Así pues, de manera natural la Tierra recibe constantemente una componente de radiación conocida como *radiación de fondo de microondas*, que está presente en todas las partes del universo y se percibe en cualquier dirección a la que apuntemos. Este fondo de radiación se considera la prueba principal que respalda el modelo cosmológico del Big Bang al constituir, en base a este, el remanente térmico que ha llegado hasta nuestros días desde que se produjo esa «gran explosión» que dio origen a nuestro universo. La radiación de fondo también presenta una distribución espectral de cuerpo negro a una temperatura muy cercana al cero absoluto, concretamente 2,7 K (-270,4 °C). Además, algunos sucesos que ocurren en el universo liberan una enorme cantidad de energía, en parte en forma de radiación electromagnética de muy alta energía, concretamente en forma de rayos X o rayos gamma. Sin embargo, el flujo de radiación de este tipo que llega a la Tierra, por una cuestión evidente de distancia, es mucho menor que la citada anteriormente.

Por otra parte, una gran componente de la radiación electromagnética ambiental es debida a la tecnología desarrollada por el ser humano en las últimas décadas. Así, las antenas de radio, televisión, telefonía móvil y puntos de acceso inalámbrico a internet emiten y reciben ondas electromagnéticas de los espectros menos energéticos, esto es, radiofrecuencias y microondas. Su uso cada vez más extendido, del que obtenemos indudables beneficios, demanda también un adecuado control

de los posibles efectos adversos que pudieran producir en el organismo.

Tampoco debemos olvidar la presencia de campos electromagnéticos en el límite de frecuencias muy bajas, o nulas a efectos prácticos, en los que es posible separar el comportamiento magnético o eléctrico del campo. Un claro ejemplo es el campo magnético de la Tierra, que se puede considerar estático (de frecuencia nula), aunque se sabe que en el pasado su polaridad ha sido la inversa en varias épocas. De la misma manera, cualquier aparato eléctrico que esté enchufado a la red genera campos eléctricos y magnéticos a su alrededor.

En definitiva, está claro que el ser humano, así como el resto de organismos, ha vivido toda su historia en presencia de radiación electromagnética de todo tipo de frecuencias, de las que algunas son lo suficientemente energéticas como para producir daños en tejidos biológicos mediante ionización de sus moléculas. Pero antes de abordar esta cuestión debemos considerar la existencia de otro tipo de radiación ionizante, en este caso de naturaleza *corpúscular*, que está presente tanto de manera natural como artificial en nuestro entorno.

## ALFA, BETA, GAMMA Y OTRAS FUENTES DE RADIATIVIDAD

La materia está hecha de átomos, los cuales, como sabemos, se componen de distintas partículas: electrones (con carga eléctrica negativa), protones (con carga positiva y masa 1837 veces mayor que la del electrón) y neutrones (sin carga neta y masa solo un 0,1% mayor que la del protón). La estructura atómica es tal que en una pequeñísima región central, cuyo diámetro es unas 100 000 veces menor que el del átomo completo, se concentran las partículas más pesadas (protones y neutrones), mientras que los electrones ocupan el resto del volumen atómico. Por este motivo se afirma que el átomo está prácticamente hueco, ya que más del 99,9% de su masa está confinada en el núcleo.

La mayoría de los átomos que existen en la Tierra son estables, incluso a pesar de la repulsión electrostática entre los

protones que ocupan el núcleo; de lo contrario no existiría ni materia ni seres vivos. Pero hay casos en los que el núcleo atómico se encuentra en una configuración inestable, de manera que, tras un determinado periodo de tiempo, puede experimentar una desintegración que lo convierte al mismo tiempo en otro núcleo diferente, con la emisión de partículas de un determinado tipo. Este fenómeno se conoce como *radiactividad*, y existen tres clases principales: emisión alfa ( $\alpha$ ), beta ( $\beta$ ) y gamma ( $\gamma$ ). Todas ellas son capaces de romper enlaces químicos en las moléculas, por lo que se consideran también radiaciones ionizantes.

La *emisión  $\alpha$*  suele darse en núcleos inestables con elevado número de protones y neutrones, y consiste en la emisión de una partícula  $\alpha$ , la cual constituye el núcleo de  $^4\text{He}$ , formado por dos protones y dos neutrones. Por lo tanto, son partículas de carga positiva  $+2e$ , donde «e» denota la unidad de carga elemental ( $1,6 \cdot 10^{-19}$  culombios). Ejemplos de emisores  $\alpha$  son las series radiactivas naturales debidas a los isótopos 235 y 238 del uranio ( $^{235}\text{U}$  y  $^{238}\text{U}$ ), o al torio-232 ( $^{232}\text{Th}$ ).

La *emisión  $\beta$*  consiste en la pérdida de un electrón ( $\beta^-$ , carga  $-e$ ) o un positrón ( $\beta^+$ , carga  $+e$ ) debida a la conversión de un neutrón en protón, o viceversa. En el proceso también se liberan neutrinos si la emisión es  $\beta^+$ , o antineutrinos si es  $\beta^-$ . Esta emisión radiactiva ocurre de manera espontánea en núcleos atómicos con elevado número de neutrones (caso  $\beta^-$ ) o de protones (caso  $\beta^+$ ). En la naturaleza hay muchos ejemplos de emisión  $\beta$ , incluso dentro de los organismos vivos. Uno de ellos es el carbono-14 ( $^{14}\text{C}$ ), que se usa en las técnicas de datación, ya que todos los seres vivos presentamos trazas de este isótopo del carbono en nuestro organismo.

Por último, la *emisión  $\gamma$*  es la emisión de fotones debido a un cambio en la estructura interna del núcleo. Por lo tanto, es una forma de radiación electromagnética, que ya hemos expuesto anteriormente. Precisamente las emisiones de fotones de origen nuclear dieron su nombre a esta zona del espectro, mientras que los rayos X se asocian a transiciones energéticas en la corteza electrónica del átomo. Pero ambas formas de radiación son de naturaleza electromagnética. Por lo general, los emisores  $\gamma$  mas

conocidos se producen de manera artificial, como son el cobalto-60 ( $^{60}\text{Co}$ ) o el tecnecio-99 ( $^{99}\text{Tc}$ ), ambos usados frecuentemente en aplicaciones médicas.

Por otra parte, de manera natural también recibimos radiación corpuscular en forma de *radiación cósmica*. Esta consiste en partículas subatómicas cargadas que han sido aceleradas a altísimas energías en los grandes cataclismos que ocurren continuamente en el universo, como pueden ser las explosiones de supernovas o el proceso de acreción de materia a un agujero negro muy masivo. También el Sol nos bombardea con radiación conocida como *viento solar*, compuesto por chorros de partículas cargadas de alta energía que son desviadas por el campo magnético terrestre y, en ocasiones, conducidas hacia los polos (este es el origen de las extraordinarias auroras polares).

La radiación cósmica que llega a nuestra atmósfera consiste principalmente en protones y partículas  $\alpha$  muy energéticas. No obstante, al chocar con las moléculas de gas que componen la atmósfera desencadenan reacciones nucleares que producen nuevas partículas subatómicas. Estos productos de reacción terminan siendo absorbidos en gran parte por la atmósfera y desviados por el campo magnético de la Tierra. Sin embargo, a nivel del mar se puede detectar radiación de origen cósmico y los neutrones que contiene son la componente que puede desencadenar un potencial daño biológico. El flujo de estos neutrones tiende a aumentar con la altitud, hasta los 15 km aproximadamente, por lo que en un vuelo comercial recibimos, en principio, una mayor irradiación de origen cósmico que estando a nivel del mar.

A partir de ese conocimiento, el ser humano ha desarrollado la tecnología necesaria que permite la producción de haces de radiación corpuscular (en adelante, haces de partículas) con energía y direccionalidad controlada mediante campos eléctricos y magnéticos. Lógicamente, estos haces también son catalogados como radiación ionizante por la energía que emiten y tienen usos muy relevantes en medicina, concretamente en radioterapia y radiodiagnóstico.

## INTERACCIÓN DE LA RADIACIÓN IONIZANTE CON LA MATERIA

El tipo de daño que puede provocar la incidencia de radiación ionizante en los seres vivos está relacionado con los mecanismos capaces de ionizar las moléculas presentes en un material determinado. Para explicarlo, consideraremos las características esenciales de la propagación de un haz de radiación ionizante a través de un material determinado, en especial el agua, dado que los seres vivos estamos constituidos en un alto porcentaje por esta sustancia.

Los factores esenciales que determinan la propagación de un haz de radiación ionizante a través de la materia son tres. El primero ya ha sido apuntado y es la dicotomía entre radiación electromagnética (fotones) y corpuscular (el resto). Los otros dos factores, que afectan a esta última, son la carga eléctrica de la partícula y su masa.

### Fotones en colisión

Comenzaremos con los fotones, portadores de todas las formas de radiación electromagnética. Por su propia naturaleza solo interaccionan con la materia de manera *discreta*, o sea, un fotón viaja siempre en línea recta y con la misma energía a través del material, como si este no existiese, hasta que experimenta una colisión con una partícula subatómica. Esto puede ocurrir gracias al hecho de que los átomos son entes prácticamente huecos. Por lo general, las colisiones más relevantes se producen con los electrones, aunque en algunas circunstancias las colisiones directas con el núcleo del átomo (*reacciones fotonucleares*) pueden ser también relevantes. En el caso de colisión con un electrón, el resultado final puede ser muy diverso. Puede ocurrir que el fotón cambie de dirección sin ceder energía (*dispersión Rayleigh*, por el físico y barón británico John Strutt Rayleigh), como si fuese una pelota que choca perfectamente contra una pared. También puede darse la *dispersión Compton* (en honor al físico estadounidense Arthur Holly Compton), en la que el

fotón cambia de dirección de propagación y, al tiempo, cede parte de su energía a un electrón atómico, quedando este ionizado. En el agua, este tipo de colisión es la dominante a energías intermedias, típicamente cuando la energía del fotón está entre 0,1 y 10 MeV. A energías más bajas, el tipo de colisión dominante es la absorción total del fotón por el efecto fotoeléctrico, de manera que ioniza el átomo cediendo toda su energía a un electrón. Por otra parte, por encima de los 10 MeV es especialmente relevante la *producción de pares electrón-positrón*, que es un proceso que solo puede entenderse mediante

la mecánica cuántica, y que consiste en la conversión del fotón en un par partícula-antipartícula. En este punto conviene destacar que los electrones liberados del átomo suelen generarse con una energía lo suficientemente alta como para ionizar más átomos en sucesivas colisiones. Por este motivo los fotones constituyen una forma de radiación *indirectamente ionizante*, ya que la ionización realmente es producida por los electrones con los que colisionan.

Debido a su forma de interaccionar con la materia, un haz de fotones sigue una ley exponencial de atenuación a medida que aumenta el espesor del material interpuesto. Además, mientras más energético sea el haz, menor es la atenuación observada. Como consecuencia de esto, tanto los rayos gamma como los rayos X son altamente penetrantes en la materia y potencialmente dañinos si no se coloca un blindaje protector del espesor necesario para mitigar completamente el haz.

### Repulsión y atracción coulombiana: cuestión de carga

Vamos a fijarnos ahora en cómo influye la carga eléctrica en la propagación de la radiación de naturaleza corpuscular a través de la materia. Comenzaremos con las partículas neutras, toman-

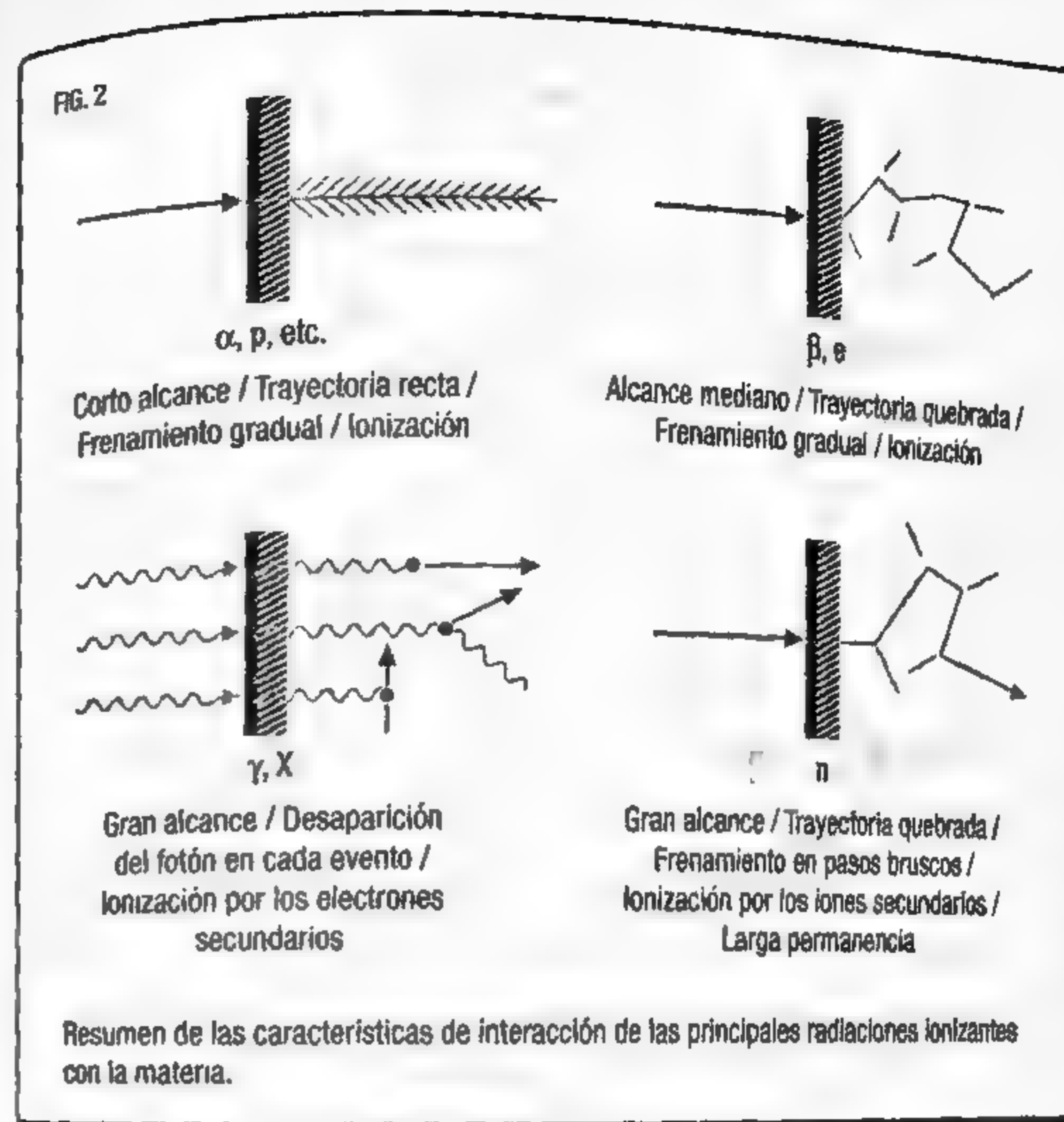
Los fotones que constituyen un rayo de luz se comportan como humanos inteligentes: de todas las curvas posibles siempre seleccionan la que les llevará más rápidamente a la meta.

MAX PLANCK

do como ejemplo un haz de neutrones. Al ser de carga neta nula, los neutrones también experimentan colisiones «discretas» con el medio material; o sea, se propagan de manera análoga a los fotones, por lo que la intensidad del haz se atenúa exponencialmente con respecto al espesor del material atravesado. Además, debido a su naturaleza, los neutrones solo pueden interactuar con los núcleos atómicos, nunca con los electrones. Por ello, como el tamaño del núcleo atómico es ínfimo en comparación con el de todo el átomo, los neutrones pueden recorrer hasta varios centímetros antes de sufrir una colisión. El tipo de colisión se clasifica entre «elástica», que corresponde a un choque tipo «bola de billar» entre el neutrón y el núcleo, «inelástica», que ocurre cuando el neutrón se absorbe en el núcleo y posteriormente es reemitido a una energía menor, y «captura radiativa», que consiste en la absorción del neutrón por el núcleo y la posterior emisión de protones y/o fotones que, en sucesivas interacciones, ionizarán otros átomos. Por este motivo, los neutrones también constituyen una forma de radiación indirectamente ionizante.

Por otra parte, si la radiación ionizante (véanse en la figura 2 las diversas interacciones con la materia) está compuesta por partículas cargadas, entonces las interacciones están fuertemente gobernadas por fuerzas de origen electromagnético, generalmente repulsión o atracción coulombianas (establecidas por la ley de Coulomb, nombre del matemático y físico francés que describió la atracción entre cargas eléctricas) entre partículas cargadas. Como el alcance de estas fuerzas es infinito, las partículas del haz pierden energía de manera continua como consecuencia de sucesivas interacciones con los electrones del material y, en menor medida, con los núcleos atómicos. Ahora bien, la penetrabilidad de un haz de partículas cargadas depende tanto de su energía de incidencia como de la masa de dichas partículas. Como ejemplo de partículas cargadas «ligeras» consideraremos los electrones, mientras que la propagación de partículas cargadas «pesadas» la ilustraremos con haces de protones, partículas  $\alpha$  e iones acelerados en general.

Cuando un electrón incide sobre un material con una energía determinada siente la repulsión coulombiana de todos los



electrones presentes en todos los átomos del material. En estas interacciones de colisión el intercambio de energía es muy eficiente ya que, al tratarse de partículas del mismo tipo, sus masas son iguales y esto permite que, incluso, en una única colisión, el electrón incidente pueda transferir casi toda su energía a otro electrón, ligado a un átomo cualquiera, y cambiar fuertemente su dirección de desplazamiento. A su vez, el electrón que estaba ligado al átomo puede ganar la energía suficiente como para romper su enlace con el átomo (superando su energía de ligadura) y desplazarse ionizando átomos vecinos en sucesivas colisiones. El camino recorrido por cada electrón en este tipo de colisiones describe una línea bastante errática, y un haz de electrones experimenta una elevada dispersión lateral dentro del material, siendo su penetrabilidad menos alta que la de los rayos X o gamma. Por ejemplo, un

haz de electrones a 10 MeV apenas consigue traspasar 5 cm de agua. Si la energía de incidencia aumenta, también aumenta su penetrabilidad.

Las características esenciales de la propagación de electrones en un medio material se pueden reproducir mediante el siguiente símil. Supongamos que esparcimos muchas canicas idénticas entre sí por el suelo de una habitación, con el fin de imitar a los electrones de un medio material cualquiera. Desde la puerta de la habitación lanzamos una nueva canica contra las demás, imitando la incidencia de un electrón del haz. Al hacerlo podremos observar varios hechos que acabamos de describir. El primero es que el camino recorrido por la canica lanzada es bastante errático, y casi impredecible. El segundo es que, a medida que aumenta la velocidad de lanzamiento, o lo que es lo mismo, la energía cinética, el efecto producido por todas las colisiones en cadena llega cada vez más lejos de la puerta. El tercero, relacionado con los dos anteriores, es que, generalmente, la perturbación producida también se propaga de manera importante en las direcciones perpendiculares a la del lanzamiento. Salvando las distancias entre este símil y la realidad, esto es esencialmente lo que ocurre cuando un haz de electrones incide sobre un material determinado.

### **Las partículas masivas generan más ionización pero son menos penetrantes**

Veamos ahora el caso de partículas cargadas «pesadas». Sus características fundamentales de propagación a través de un material son muy diferentes a las descritas para los electrones, principalmente debido a que la masa de estas partículas es muchísimo mayor que la de un electrón. Al igual que en el caso anterior, la propagación a través del medio material está fuertemente dominada por la interacción coulombiana con los electrones atómicos, pero la enorme diferencia de masa con los electrones provoca que la energía máxima transferida en una colisión individual con un electrón sea muy pequeña, por lo que su dirección de movimiento apenas se ve alterada. Eso sí, las partículas

cargadas pesadas generan un mayor número de ionizaciones por unidad de longitud en comparación con los electrones. Como resultado de ello, las partículas cargadas pesadas se propagan prácticamente en línea recta dentro del material, disminuyendo su energía gradualmente con la profundidad, y dejando en su camino una densa *traza de ionización*, muy característica de este tipo de haces.

Si volvemos al símil de las canicas, en este caso podemos reproducir el paso de una partícula  $\alpha$  o un protón haciendo rodar una bola metálica muy pesada (de unos 5 kg) contra las canicas. Observaremos que la bola seguirá una trayectoria casi recta, disminuyendo gradualmente su velocidad, al mismo tiempo que las canicas salen despedidas al paso de la bola metálica.

Cabe resaltar que, a igualdad de energía cinética, las partículas cargadas pesadas son mucho menos penetrantes que los electrones. Esto se debe a que, como la masa del electrón es mucho menor, a igualdad de energía cinética su velocidad es mucho mayor que la de la partícula pesada. Además, el frenado producido por las colisiones con los electrones atómicos es más eficiente a medida que la velocidad disminuye. Por estos motivos, las partículas  $\alpha$  emitidas en una desintegración radiactiva, con una energía típica de unos 5 MeV, no son capaces de traspasar una hoja de papel, mientras que un haz de electrones de la misma energía debe ser frenado con una plancha de metal. No obstante, más adelante presentaremos algunos casos, relacionados con técnicas de radioterapia, en los que se pueden producir haces de partículas cargadas con aceleradores de partículas que tengan la energía suficiente como para traspasar espesores mayores.

### **RADIOBIOLOGÍA: LOS EFECTOS BIOLÓGICOS DE LA RADIACIÓN IONIZANTE**

Una vez conocidas las características fundamentales de los diferentes tipos de radiación ionizante y su forma de interactuar dentro de un medio material, cabe preguntarse qué tipo de daño pueden producir en las moléculas biológicas. En este sentido, la

*radiobiología* es la rama de la ciencia que estudia los efectos que se producen en los tejidos y órganos de los seres vivos, a consecuencia de la absorción de energía procedente de radiaciones ionizantes.

Dado que, *a priori*, el daño producido en el tejido depende de la cantidad de energía absorbida, se suele utilizar la magnitud denominada *dosis absorbida*,  $D$ , que corresponde a la energía absorbida por unidad de masa, para caracterizar la exposición a radiación ionizante por dicho tejido. Su unidad de medida en el Sistema Internacional es el *gray* (Gy), que equivale a una energía de 1 J absorbida por 1 kg de tejido. No obstante, está demostrado que el daño producido en un tejido determinado depende del tipo de radiación ionizante incidente, incluso a igual dosis absorbida. Por este motivo, para describir los efectos de la radiación ionizante a nivel biológico se definió la *dosis equivalente*,  $H$ , cuya unidad de medida es el *sievert* (Sv). La dosis equivalente está relacionada con la dosis absorbida mediante la expresión  $H = W_R \cdot D$ , donde  $W_R$  es un factor de calidad numérico que depende del tipo de radiación incidente, concretamente de cómo se distribuyen a nivel microscópico las colisiones ionizantes dentro del material. Cuanto más alto sea el valor de  $W_R$ , mayor es la eficiencia de producción de daños biológicos. La Comisión Internacional de Protección Radiológica (ICRP, por sus siglas en inglés) recomienda desde 2007 usar los valores recogidos en la siguiente tabla en las normativas en cuanto a protección radiológica:

Tipo de radiación ionizante	Factor de calidad, $W_R$
Fotones (rayos $\gamma$ , rayos X) y electrones	1
Protones ( $> 2$ MeV)	2
Partículas $\alpha$	20
Neutrones (en función de su energía)	2,5-20

¿Cómo afecta a una célula el paso de radiación ionizante? En primer lugar, la radiación siempre afecta de manera lesiva e indiscriminada, pudiendo romper, de forma aleatoria, enlaces quí-

micos de cualquier molécula, ya sea orgánica (proteínas, etc.) o de agua. Las consecuencias en el funcionamiento celular son especialmente importantes cuando la molécula ionizada o alterada es el ADN.

El daño en el ADN se puede producir tanto de forma directa como indirecta. En el primer caso, la radiación incidente es la responsable de la rotura de enlaces en esta macromolécula (que esencialmente consiste en dos cadenas de nucleótidos estructurados en forma de doble hélice y enlazados mediante pares de bases nitrogenadas). Por otra parte, la ionización indirecta ocurre cuando se generan radicales libres en el medio celular debido a ionizaciones de otras moléculas (por ejemplo el agua) y que, tras difundirse por el medio celular, terminan reaccionando con la molécula de ADN.

El tipo de daño que se observa en el ADN es muy variado. El más grave es la rotura doble de ambas cadenas de nucleótidos ya que, al no quedar ninguna cadena intacta, se complica muchísimo la reparación del ADN. La reparación no se complica tanto si la lesión solo afecta a una de las dos cadenas, o a una base nitrogenada en concreto; no obstante, en ocasiones la rotura de una de las dos cadenas puede provocar que se intercale una proteína o que se realice una unión cruzada dentro de la propia molécula de ADN. Las consecuencias debidas a la rotura o alteración del ADN siempre son perjudiciales para la célula. Generalmente conducen a la muerte inmediata o diferida de la célula, aunque también pueden bloquear el ciclo celular y detener su capacidad de proliferación. En otras ocasiones la célula mantiene su capacidad reproductiva pero con un código genético alterado, lo cual puede dar lugar a neoplasias malignas o incluso a la generación de células tumorales.

No todas las células presentan el mismo grado de sensibilidad ante los efectos de la radiación ionizante. Su *radiosensibilidad* depende de varios factores, entre los que destacan su diferenciación, actividad mitótica o capacidad de reparación del daño en el ADN. Estas características se resumen con la *ley de Bergonié y Tribondeau*, dos médicos franceses que en 1906 postularon que la radiación ionizante es más eficaz sobre células con alta activi-

dad mitótica, poco diferenciadas y con capacidad para realizar todavía muchos ciclos celulares. No obstante, la radiosensibilidad se puede alterar con sustancias que favorezcan el efecto de la radiación; una de las más importantes es el oxígeno, cuya alta concentración aumenta los daños generados por la radiación.

¿Cómo se manifiesta el daño celular en el funcionamiento global del tejido u órgano donde se encuentre? Las alteraciones producidas son muy variadas y su gravedad dependerá del tipo de órgano que se trate y de la cantidad de dosis absorbida entre otros factores. Aun así, generalmente los efectos producidos pueden clasificarse en dos grandes bloques: *deterministas* y *estocásticos*.

Los efectos deterministas están asociados con la destrucción generalizada de un elevado número de células del órgano afectado. Se caracterizan por una disfunción del órgano que solo aparece si la dosis absorbida por el órgano supera un valor umbral; eso sí, una vez superado dicho umbral la gravedad del daño aumenta con la dosis. También presentan un periodo de latencia relativamente corto, del orden de días o semanas, y pueden aparecer tanto bajo irradiación global como localizada en el cuerpo.

Por otra parte, los efectos estocásticos se generan a partir de la modificación de una célula. No tienen un valor de dosis umbral demostrado y el aumento de dosis contribuye a aumentar la probabilidad de que ocurra dicho efecto. El periodo de latencia hasta que se manifiesta el efecto es más largo que en el caso anterior, pudiendo llegar a ser del orden de décadas. Sin embargo, una vez que el efecto se manifiesta, su gravedad siempre es alta.

### Valores de referencia y umbrales de dosis

Constantemente recibimos radiación ionizante de forma natural, y a veces, en determinadas ocasiones, nos sometemos a tratamientos médicos que requieren exponernos a ella. ¿Cuáles son los umbrales de radiación peligrosa? En la siguiente tabla se muestran algunos valores de dosis recibidos normalmente comparados con los valores umbrales considerados peligrosos según datos evaluados por el Comité Científico de las Naciones Unidas para

el estudio de los efectos de la radiación ionizante (UNSCEAR) y por la Comisión Internacional de Protección Radiológica, ICRP (por *International Commission on Radiological Protection*):

Exposición	Dosis (mSv)
Dosis ambiental (media por habitante y año)	2,4
Dosis recibida por personal aéreo (por año)	2-6
Radiografía de tórax	0,02
Radiografía de cráneo	0,1
Máxima dosis en un TAC	20
Dosis umbral que produce efectos irreversibles en un feto en gestación	100
Dosis umbral para las primeras complicaciones leves en adultos	500
Náuseas y vómitos	1 000
Dosis letal (con probabilidad del 50 %)	5 000

Podemos comprobar que tanto la dosis ambiental promedio como la recibida en tratamientos médicos están muy por debajo de los valores umbrales que generan las primeras complicaciones leves. Además, estos valores umbrales corresponden a situaciones de exposición aguda, en las que la dosis se recibe en un periodo muy corto, lo que provoca que aumenten sus efectos nocivos en comparación con una dosis idéntica pero repartida a lo largo de un año, ya que entonces transcurre el tiempo suficiente como para que los mecanismos de reparación de daños leves del ADN actúen.

Los límites de dosis establecidos por normativa contemplan, como mínimo, un factor 10 de seguridad con respecto a los valores umbrales para complicaciones leves. La Comunidad Europea de Energía Atómica (EURATOM), organismo público europeo al frente de los programas de investigación nuclear, fija un límite de dosis máximo para el público general de 1 mSv/año, mientras que para trabajadores profesionalmente expuestos el límite se fija en 50 mSv durante un año, sin superar en ningún caso

100 mSv en cinco años, ya que los efectos de la radiación ionizante se acumulan. Se estima que con estos límites la probabilidad anual de sufrir complicaciones

Yo no pienso, investigo.

WILHELM RÖNTGEN

de índole estocástica (aleatorios) es menor que un 0,1% para profesionales expuestos. La normativa excluye la radiación de origen ambiental, que es inevitable, y la debida a tratamientos médicos, en los cuales el paciente obtiene a cambio beneficios importantes para su salud. Aun así, el profesional siempre debe minimizar en todo lo posible tanto su propia exposición como la de los pacientes y la del público en general.

## USO MÉDICO DE RADIACIONES IONIZANTES

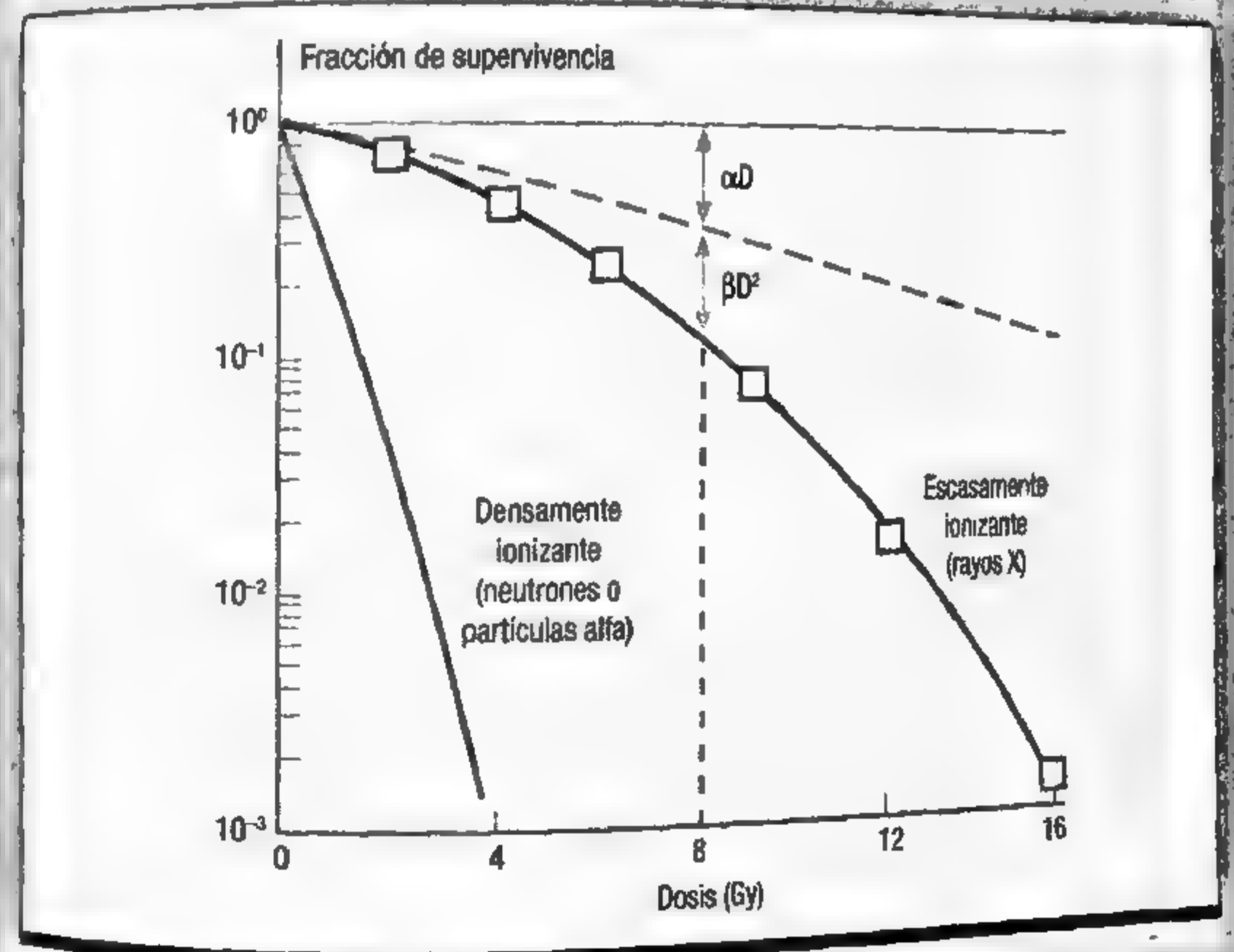
Sin duda, el uso controlado de radiaciones ionizantes ofrece muchas posibilidades en el ámbito de la medicina, concretamente en técnicas de diagnóstico por imagen y en radioterapia. Cabe destacar en primer lugar la radiografía, una técnica de diagnóstico en la que se usan rayos X o gamma que pueden ser producidos mediante estrategias diversas (aceleración de electrones, uso de isótopos radiactivos, etc.) y una placa radiográfica que exhibe un ennegrecimiento proporcional al flujo de rayos X que le llega. En general, la producción de imágenes radiográficas se basa en el hecho de que el poder de atenuación de rayos X es diferente de un tejido a otro, siendo mayor para los huesos y menor para los tejidos blandos. Por lo tanto, si se emite un haz bien colimado de rayos X hacia una placa radiográfica y se interpone una persona en su camino, la porción del haz de rayos X que atravesase huesos llegará más atenuada a la placa radiográfica que la porción de haz que haya atravesado tejido blando. De este modo, es posible obtener en la placa una imagen proyectada con énfasis especial de los huesos del paciente, permitiendo diagnosticar fracturas, dislocaciones, etc. El descubrimiento de los rayos X data de 1895, y le valió a su autor, el físico alemán Wilhelm Röntgen, el premio Nobel de Física de 1901. Él mismo fue consciente de la importancia de su hallazgo al darse cuenta de que permitía obte-

## EL MODELO LINEAL-CUADRÁTICO

Para el establecimiento de los factores de calidad de las distintas radiaciones ionizantes y la radiosensibilidad de cada tipo de célula se suele recurrir a la medida de tasas de supervivencia en cultivos celulares en función de la dosis absorbida. La fracción de células que sobreviven tras ser irradiadas disminuye a medida que la dosis absorbida ( $D$ ) aumenta. Entre los modelos usados en radiobiología para estimar la fracción de células que sobreviven destaca el modelo lineal-cuadrático, cuya hipótesis principal apunta que la muerte celular ocurre, bien por una lesión letal en el ADN celular, bien por el efecto combinado de dos lesiones subletales. Matemáticamente, la fracción de células que sobrevive ( $S$ ) viene dada por la expresión

$$S = \frac{N_{\text{vivas}}}{N_{\text{total}}} = e^{-\alpha D - \beta D^2}$$

donde  $\alpha$  y  $\beta$  son parámetros ajustables que dependen tanto del tipo de célula estudiada como del tipo de radiación ionizante utilizado. Por lo general, en el caso de radiación muy densamente ionizante, como ocurre con neutrones, partículas alfa o iones más pesados, la contribución del parámetro  $\beta$  es despreciable, de modo que la curva de supervivencia celular es prácticamente una función exponencial de la dosis, tal y como se aprecia en la figura. Si, por el contrario, la radiación incidente no es densamente ionizante, se observa a altas dosis una contribución significativa del parámetro  $\beta$ .



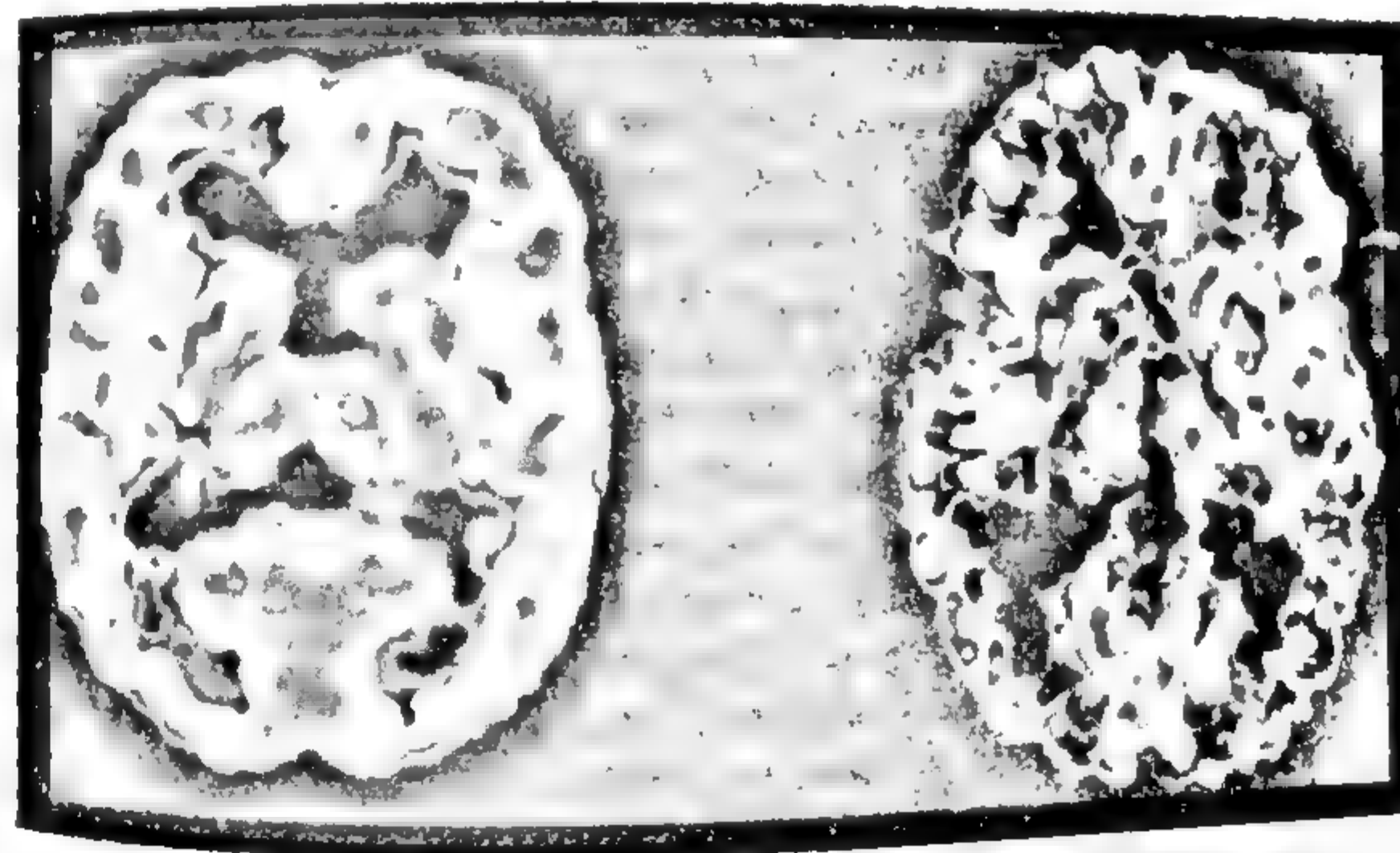
ner imágenes del interior de una persona tras realizar la que fue la primera radiografía de la historia: la de la mano izquierda de su esposa (página contigua, arriba).

### Otras tecnologías: la tomografía computarizada

Basada en los principios fundamentales de la radiografía, también al hacer una tomografía computarizada el paciente se interpone en el camino de un haz de rayos X hacia un receptor, que en este caso consiste en un conjunto de detectores fotomultiplicadores que generan un pulso eléctrico cuando son irradiados por un fotón de estas características. A diferencia de una radiografía, el objetivo de la tomografía computarizada no es la obtención de una imagen proyectada sobre una pantalla, sino la reconstrucción de la posición de los órganos en un plano que «corta» al paciente. Para ello, tanto el generador de rayos X como los detectores se colocan enfrentados en un aro que rodea a la persona. El aro rota, obteniéndose así imágenes proyectadas del paciente en diferentes direcciones. La información global obtenida se procesa por un ordenador que usa un algoritmo de reconstrucción de imágenes basado en la *transformada de Radon* (por el matemático austriaco Johann Radon) que, en matemáticas, define a la integral de una función «transformada» sobre un conjunto de rectas. El resultado es una imagen precisa de la posición de cada órgano en el interior del paciente. Aunque esa transformación integral se planteó en 1917, la técnica no se desarrolló hasta finales de la década de 1960 gracias al trabajo independiente de dos ingenieros, el sudafricano Allan M. Cormack y el británico Godfrey N. Hounsfield, los cuales recibieron conjuntamente el premio Nobel de Fisiología o Medicina en 1979.

### Medicina nuclear: viaje al interior del organismo

La medicina nuclear es una especialidad médica que se dedica al diagnóstico, tratamiento y prevención de enfermedades mediante



La primera radiografía de la historia (arriba) comparada con las modernas técnicas de exploración radiológica: la imagen inferior corresponde a una tomografía de emisión de positrones (más conocida como PET) de dos cerebros humanos, el de la izquierda de un paciente normal y el de la derecha de otro afectado de alzhéimer. Las zonas más claras corresponden a una mayor actividad cerebral. La exploración de la derecha, además, muestra, en ambos lados del cerebro, la reducción de la función cerebral y del flujo sanguíneo característica de la enfermedad.

el uso de sustancias radiactivas no encapsuladas que se introducen dentro del paciente mediante los denominados *radiofármacos*, que son medicamentos que contienen materiales radiactivos —radioisótopos— que se envían a la parte afectada ya sea para, por ejemplo radiar un tumor, o para estudios con imágenes.

Entre las técnicas de obtención de imágenes para diagnóstico destacan la *gammagrafía* y la *tomografía de emisión de positrones* (PET, de sus siglas en inglés; véase la imagen inferior de la página anterior). En ambos casos se detectan fotones producidos a raíz de la desintegración del radiofármaco. Si bien en las gammagrafías el radiofármaco suele ser un emisor de fotones (como el  $^{99}\text{Tc}$  o el  $^{123}\text{I}$  para estudios de mecanismos de perfusión sanguínea), en el caso de la PET el radiofármaco es un emisor de positrones (emisor  $\beta^+$ ), que tras aniquilarse con un electrón del paciente emite dos fotones de 511 keV en direcciones opuestas. Por lo tanto, en la PET se realiza una detección de fotones en coincidencia para reconstruir la posición desde donde se emitieron ambos fotones. Una de las principales aplicaciones de la PET es la detección de tejidos donde existe un consumo de glucosa anormalmente alto, ya que esto es indicativo de la existencia de un tumor. Para ello se suelen usar radiofármacos que contienen isótopos emisores de positrones, como  $^{18}\text{F}$ ,  $^{15}\text{O}$  y  $^{13}\text{N}$ .

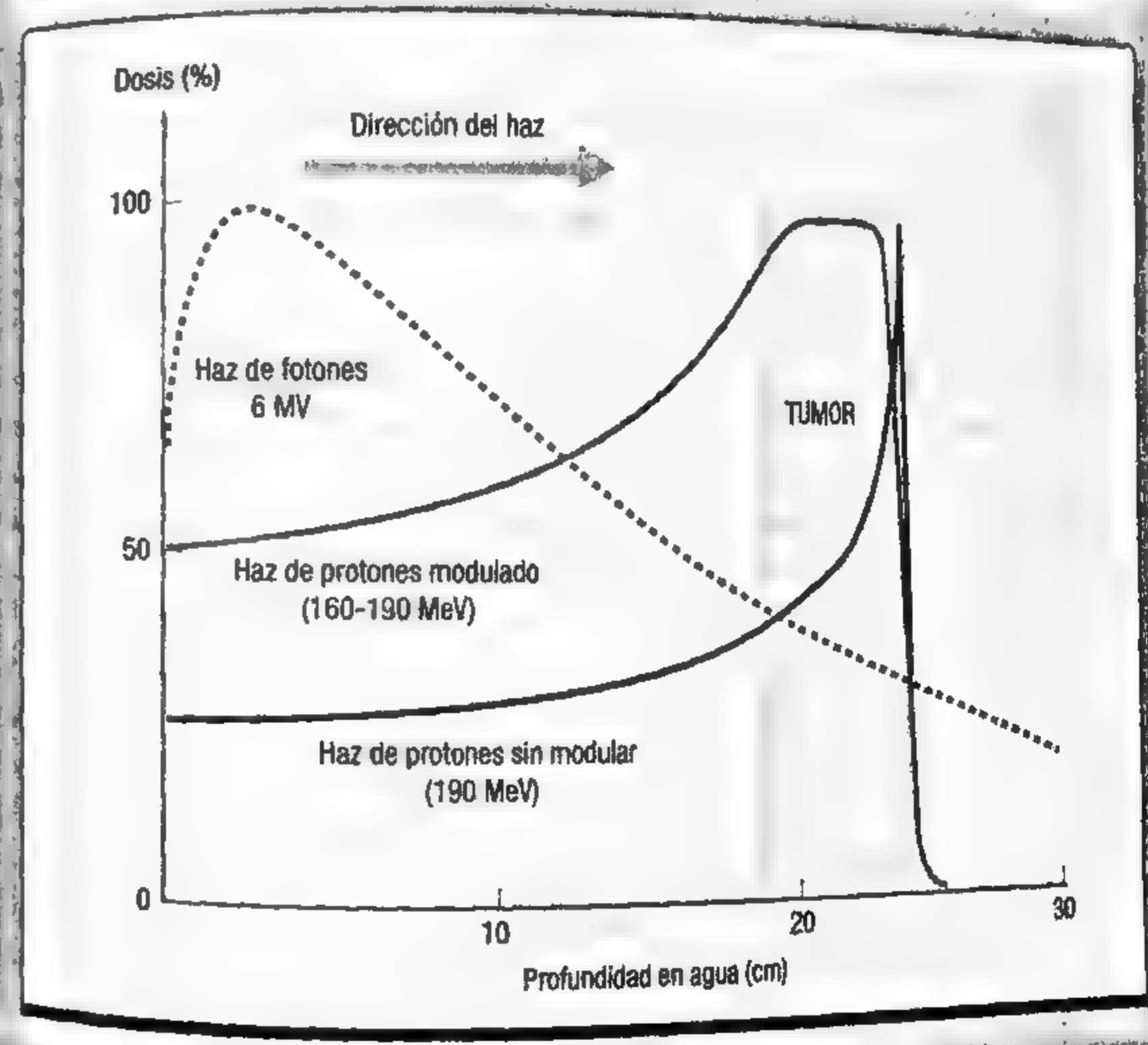
Entre los tratamientos que ofrece la medicina nuclear, destacan los dirigidos a combatir el hipertiroidismo y el cáncer de tiroides. En estos casos se suele emplear un isótopo radiactivo del yodo, concretamente el  $^{131}\text{I}$ , que es un emisor de electrones (radiación  $\beta^-$ ). Como el yodo es altamente absorbido por las células de la glándula tiroides, se combina esta alta fijación con la emisión de radiación poco penetrante en la materia; el resultado es que el alcance de la radiación ionizante se limita en gran medida al volumen que ocupa la tiroides.

### Eliminación de tumores mediante radioterapia

La radioterapia es una de las técnicas de tratamiento más utilizadas para eliminar tumores, junto con la cirugía y la quimioterapia.

### LA TERAPIA CON PROTONES

La distribución de dosis absorbida en función de la profundidad que se obtiene con haces de protones presenta ventajas significativas en comparación con la distribución de dosis producida por un haz de fotones (6 MV denota que se producen por radiación de frenado de electrones a 6 MeV). En primer lugar, con un haz de protones se puede evitar la irradiación del tejido sano colocado justo detrás del tumor, lo cual es inevitable con fotones. En segundo lugar, los protones presentan un máximo de deposición de dosis muy característico, que se conoce como *pico de Bragg*, cuya profundidad depende de la energía del haz incidente. Esto permite que se pueda optimizar la curva de deposición de dosis, de manera que el máximo coincida con la profundidad del tumor mediante modulación de energía. En el caso de los fotones, la distribución de dosis en profundidad siempre es proporcional a una curva exponencial decreciente, lo cual implica que la dosis recibida por el tejido irradiado por el haz en su camino hacia el tumor pueda ser importante. Aunque este problema se minimiza irradiando el tumor desde diferentes ángulos (de manera que la suma de dosis sea máxima en la zona del tumor), la distribución de dosis en profundidad generada con protones presenta mejores prestaciones de partida.



El concepto básico de la radioterapia consiste esencialmente en la focalización de un haz de radiación ionizante sobre el tumor para matar todas sus células, o al menos evitar su reproducción incontrolada. Existen dos grandes tipos principales de radioterapia, que son la *braquiterapia* y la *radioterapia externa*.

En braquiterapia se usan fuentes radiactivas encapsuladas que se colocan en la proximidad del tumor para irradiarlo desde una distancia muy corta, incluso desde dentro del paciente. Aunque se parece, no es una técnica que se incluya dentro de la medicina nuclear, puesto que las fuentes usadas en braquiterapia no son metabolizadas por el paciente, cosa que sí ocurre con el radiofármaco. Generalmente se usan emisores de fotones o de partículas  $\beta^-$  (electrones).

En radioterapia externa el paciente es irradiado desde fuera del cuerpo mediante un haz dirigido hacia el tumor. En sus inicios se utilizaron unas máquinas llamadas «bombas de cobalto», ya que producían rayos X de energía algo superior a 1 MeV a partir de una fuente radiactiva de  $^{60}\text{Co}$ . Con el desarrollo tecnológico aparecieron los aceleradores lineales de electrones, que han permitido administrar tratamientos de radioterapia tanto con haces de electrones (a energías entre 6 y 18 MeV) como de rayos X, que se producen gracias a la *radiación de frenado* (más conocida por la palabra alemana *bremssstrahlung*) que se emite cuando el haz de electrones choca contra un blanco muy denso, que en estas máquinas suele ser de wolframio.

Hoy día existen modernos sistemas de colimación y estrategias de planificación sofisticadas que permiten optimizar el plan de tratamiento de manera que se cubra la dosis prescrita para irradiar el tumor, al mismo tiempo que se minimiza la irradiación de tejido sano. Sin embargo, es inevitable que parte del tejido sano sea irradiado de algún modo, puesto que el haz debe pasar por algún sitio para llegar al tumor. Por lo tanto, aunque siempre se eligen las direcciones de incidencia que evitan el paso de radiación a través del tejido sano más radiosensible, gran parte del esfuerzo que se dedica en investigación apunta a conseguir una mejora en la optimización del plan de tratamiento, con la consiguiente mejora de la calidad de vida del paciente. En este sentido,

en los primeros años del siglo XXI estamos presenciando el auge de la terapia con protones, o *protonterapia*, que ofrece enormes posibilidades en cuanto a la optimización de la dosis que recibe el paciente, especialmente a la hora de evitar daños en el tejido sano. Si bien esta nueva técnica requiere de una tecnología sofisticada, y a veces costosa, probablemente presenciaremos en los años venideros un uso cada vez más extendido de esta nueva técnica de radioterapia externa gracias a las ventajas que ofrece con respecto a las técnicas convencionales.

En resumen, aunque la radiación ionizante es siempre dañina, la especie humana ha conseguido utilizarla para conseguir notables beneficios para la salud, siempre bajo estrictos controles de calidad. No obstante, no debemos olvidar que vivimos en un planeta al que, por fortuna, la radiación ionizante que le llega es lo suficientemente débil como para permitir la vida tal y como la conocemos. Para ello ha sido crucial la temperatura de la superficie del Sol. Si hubiese sido mayor, entonces la radiación ionizante que emitiría podría aumentar hasta niveles incompatibles para la vida. Curiosamente el espectro más significativo de la emisión solar, nuestra radiación visible, solo tiene la energía suficiente como para producir alteraciones estructurales en las moléculas, pero no para romperlas, lo cual permite que se desencadenen procesos tan importantes como la fotosíntesis o nuestra propia visión sin que peligre la integridad de las moléculas involucradas. Por lo tanto, la óptima temperatura del Sol es uno de entre los muchos ingredientes que permiten la existencia de vida en la Tierra, junto con otros muy importantes, como la abundancia de agua, la estabilidad geológica y la existencia de atmósfera y de campo magnético terrestre, entre otros. Gracias a todos ellos en este planeta han podido evolucionar innumerables especies de seres vivos hasta lo que conocemos hoy día, pero siempre condicionadas por las leyes de la biología, la química y también la física.

## LECTURAS RECOMENDADAS

- AGUILAR, M., *Biomecánica: la física y la fisiología*, CSIC/Instituto de Ciencia de Materiales de Madrid, 2000.
- : *Bioelectromagnetismo: campos eléctricos y magnéticos y seres vivos*, Madrid, CSIC, 2001.
- AURENGO, A., *Biofísica*, Madrid, S.A. McGraw-Hill/Interamericana de España, 2008.
- BOGDÁNOV, K., *El físico visita al biólogo*, Moscú, Ed. Mir Moscú, 1989.
- BUCETA, J., KOROUTCHEVA, E. Y PASTOR, J.M., *Temas de Biofísica*, Madrid, Cuadernos de la UNED, 2006.
- CROMER, A.H., *Física para las ciencias de la vida*, Barcelona, Editorial Reverté, 2011.
- GALLE, P. Y PAULIN, R., *Biofísica: Radiobiología, Radiopatología*, Barcelona, Masson, 2003.
- GLASER, R., *Biofísica*, Zaragoza, Acribia Editorial, 2003.
- HERRÁEZ, J.V. Y DELEGIDO, J., *Elementos de física aplicada y biofísica*, Universidad de Valencia, 2015.
- JOU, D., LLEBOT, J.E. Y PÉREZ, C., *Física para ciencias de la vida*, Madrid, S.A. McGraw-Hill/Interamericana de España, 2009.
- McMAHON, T.A. Y BONNER, J.T., *Tamaño y vida*, Barcelona, Biblioteca Scientific American, Labor, 1986.

- NÁJERA, A. ET AL., *Fundamentos de física para profesionales de la salud*, Madrid, Elsevier, 2014.
- NELSON, P., *Física biológica: energía, información, vida*, Barcelona, Editorial Reverté, 2005.
- SCHRÖDINGER, E., *¿Qué es la vida?*, Barcelona, Tusquets, 1983.
- VALLET, M., *Biomateriales*, Madrid, CSIC/Los Libros de la Catarata, 2013.
- VÁZQUEZ, J., *Biofísica: principios fundamentales*, Madrid, EYPA-SA, 1993.
- VILLAR, R., LÓPEZ, C. Y CUSSÓ F., *Fundamentos físicos de los procesos biológicos*, Alicante, Editorial Club Universitario, 2012.

## INDICE

- aceleración centrípeta 24
- actina 31, 34
- actividad metabólica específica 60
- acuaporinas 76
- ADN 10, 70, 71, 141, 143, 145
- Agre, Peter 76, 78
- Aristóteles 15
- ARN 70
- articulaciones 10, 18, 26, 27, 47, 51
- ATP 76, 81, 82
- axón 83-92
  - gigante del calamar 85-88, 90-92
- axoplasma 89, 90
- bastones 105, 106
- bicapa lipídica 72, 73
- biomecánica 9, 10, 13, 15, 16, 18, 35
- bomba
  - de cobalto 132, 150
  - de sodio-potasio 80-82, 88, 89, 150
- Borelli, Giovanni Alfonso 10, 15, 16, 19
- braquiterapia 150
- canal
  - medio 116
  - timpánico 116
  - vestibular 116
- capacitancia de membrana 89-91
- captura radiativa 136
- catástrofe ultravioleta 130
- célula
  - ciliada 116
  - fotorreceptora 104, 105, 107-109
- centro de gravedad 19, 21, 22, 33
- cianopsina 106

citoplasma 69-71, 73, 78, 80, 89  
 cloropsina 106  
 cóclea 115-117  
 conducción  
   electrotónica 89, 91  
   saltatoria 91  
 conducto auditivo 114, 115  
 conos 104-106  
 constante de Planck 98  
 Cormack, Allan M. 146  
 córnea 101-103  
 cristalino 95, 101-103, 107-109  
 cuerpo negro 129, 130  
 curvas isofónicas 119  
  
 difracción 113, 114, 118, 120, 122  
 difusión  
   facilitada 74  
   simple 74  
 discos Z 34  
 dispersión  
   Compton 134  
   Rayleigh 134  
 dosis  
   absorbida 140  
   equivalente 140  
 dualidad onda-corpúsculo 97  
  
 ecolocalización 120-122  
 ecografía 11, 122  
   Doppler 123  
 ecuación de Goldman-Hodgkin-Katz 79  
 efecto  
   Doppler 113, 123  
   fotoeléctrico 98, 135  
 Einstein, Albert 97, 98  
 emisión  
   alfa 131, 132  
   beta 131, 132  
   gamma 131, 132  
  
 enzima 71, 104  
 eritropsina 106  
 esfuerzo  
   de compresión 46  
   de flexión 53  
   máximo de rotura 48, 52  
 espectro  
   electromagnético 98-100, 107, 109, 127, 129  
   visible 98, 100, 107, 110, 113  
 estribo 115, 116  
  
 fosfolípido 72, 73  
 fotón 98, 99, 104, 109, 110, 127, 128, 132, 134-137, 140, 146, 148-150  
 fóvea 102, 105, 110, 111  
 fractal 62  
 frecuencia  
   cardíaca 63, 96  
   respiratoria 63  
 fulcro 28, 29  
  
 gammagrafía 148  
 globo ocular 101, 102, 108  
 glucolípido 72  
 glucoproteína 72  
 Gulliver 45, 47, 48  
  
 halterofilia 33, 55  
 Herr, Hugh 16-18  
 Hodgkin, Alan L. 79, 85-88  
 Hounsfield, sir Godfrey N. 146  
 huesos 11, 26, 27, 29, 34, 47-53, 144  
 humor  
   acuoso 102, 103  
   vítreo 102  
 Huxley, Andrew F. 85-88  
  
 impedancia acústica 111, 115, 118, 122

impulso nervioso 67, 79, 83, 85, 86, 88, 90, 91, 104, 127  
 índice de refracción 98, 103  
 infrarrojo 100, 109, 110, 128, 129  
 infrasonidos 120  
 intensidad acústica 112, 118, 119

Kleiber, Max 10, 61, 62, 65

ley  
   de Bergonié y Tribondeau 141  
   de distribución espectral de Planck 129  
   de Kleiber 10, 61, 62, 65  
   de la palanca 26, 28  
   de Rayleigh-Jeans 130  
 litotricia 123  
 longitud de onda 96, 98, 99, 106, 112-114, 118, 120, 128, 129

MacKinnon, Roderick 76  
 martillo 115, 116  
 medicina nuclear 146, 148, 150  
 membrana  
   celular 67, 69, 72-74, 77, 78, 80, 83, 85, 89, 91  
   timpánica 114, 115  
 metabolismo 10, 57, 58, 60-64, 76, 82  
   basal 57  
 microondas 99, 109, 127, 128, 130  
 mielina 84, 85, 89-92  
 miofibrillas 34, 35  
 miosina 31, 34, 35  
 modelo  
   de Hodgkin y Huxley 87, 88  
   de péndulo invertido 21, 22, 24, 26  
   lineal-cuadrático 145

momento  
   angular 36-40  
   de inercia 19, 21, 36-40  
   de una fuerza 27, 28  
   dipolar 75  
 movimiento armónico simple (MAS) 19, 20  
 músculo 10, 15, 18, 23, 24, 26-28, 30-35, 48, 54, 116  
   ciliar 102  
   esquelético 31, 48, 54, 79  
  
 Nernst, Walther 78, 79, 85-88  
 nervio óptico 101, 102, 105  
 neurona 10, 79, 82-86, 88, 89  
 nivel de intensidad acústica 119  
 nodos de Ranvier 91, 92  
  
 ondas  
   electromagnéticas 11, 95-97, 130  
   sonoras 11, 111-115, 123  
 opsina 104, 106, 109  
 órgano de Corti 116  
 ósmosis 74, 76  
  
 pandeo 51  
 péndulo  
   físico 18-21, 23  
   simple 18-22  
 periodo 19-22, 56, 57, 86, 87, 96, 132, 142, 143  
   refractario 87, 88, 90, 91  
 permeabilidad 78, 79, 86, 87  
 PET (tomografía de emisión de positrones) 147, 148  
 pico de Bragg 149  
 piezoelectricidad 122  
 Planck, Max 129, 130, 135  
 poder de atenuación 144  
 polaridad eléctrica 75

potencia 28-30, 57, 112

potencial

de acción 85-89, 91

de membrana 78, 79, 83, 85,  
86, 88, 91

de membrana umbral 86, 91

de Nernst 78, 79, 85-88

eléctrico de reposo 79, 80, 82,  
85-88

presión osmótica 76, 82

producción de pares 135

proteína

de canal 76

periférica 73

transmembrana 104

transportadora 76

protonterapia 151

puentes de miosina 34, 35

radiación

cósmica 133

de frenado 149, 150

ionizante 98, 99, 109, 128, 131,  
133, 134, 136, 139-145, 148,  
150, 151

no ionizante 99, 128

radiactividad 11, 131, 132

radiobiología 139, 140, 145

radiofármaco 148, 150

radiofrecuencia 98, 99, 127, 128,  
130

radiografía 143, 144, 146, 147

radiosensibilidad 141, 142, 145

radioterapia 133, 139, 144, 148,  
150, 151

rayos

gamma 98, 99, 127, 128, 130,  
135

X 11, 98, 99, 109, 123, 127, 128,  
130, 132, 135, 137, 140, 144-  
146, 150

relación

alométrica 49, 51, 52, 56

isométrica 46, 63

resistencia 28, 29, 36, 49, 53, 89,  
90

retina 101-105, 110

retinal 104, 109, 127

rodopsina 106

Röntgen, Wilhelm 11, 144

Rubner, Max 61

sarcómero 31, 34

semejanza

elástica 50, 52

estática 49, 52, 54

geométrica 46, 49, 52

Skou, Jens Christian 80

sombra acústica 118

sonar 121, 122

sonoridad 119

tasa metabólica basal (TMB) 57

tendones 26, 27, 34

teoría WBE 62

tomografía computarizada 146

torque 28, 32, 33, 36, 37, 50, 51

transformada de Radon 146

transición marcha-carrera 56

transporte activo 76, 92

traza de ionización 139

ultrasonidos 118, 120-123

ultravioleta 109-111, 127-130

velocidad angular 36-39

visión

escotópica 105

fotópica 105

Von Békésy, Georg 116

yunque 115, 116